Neue Untersuchungen

über den

Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen

als Grundlage

für eine

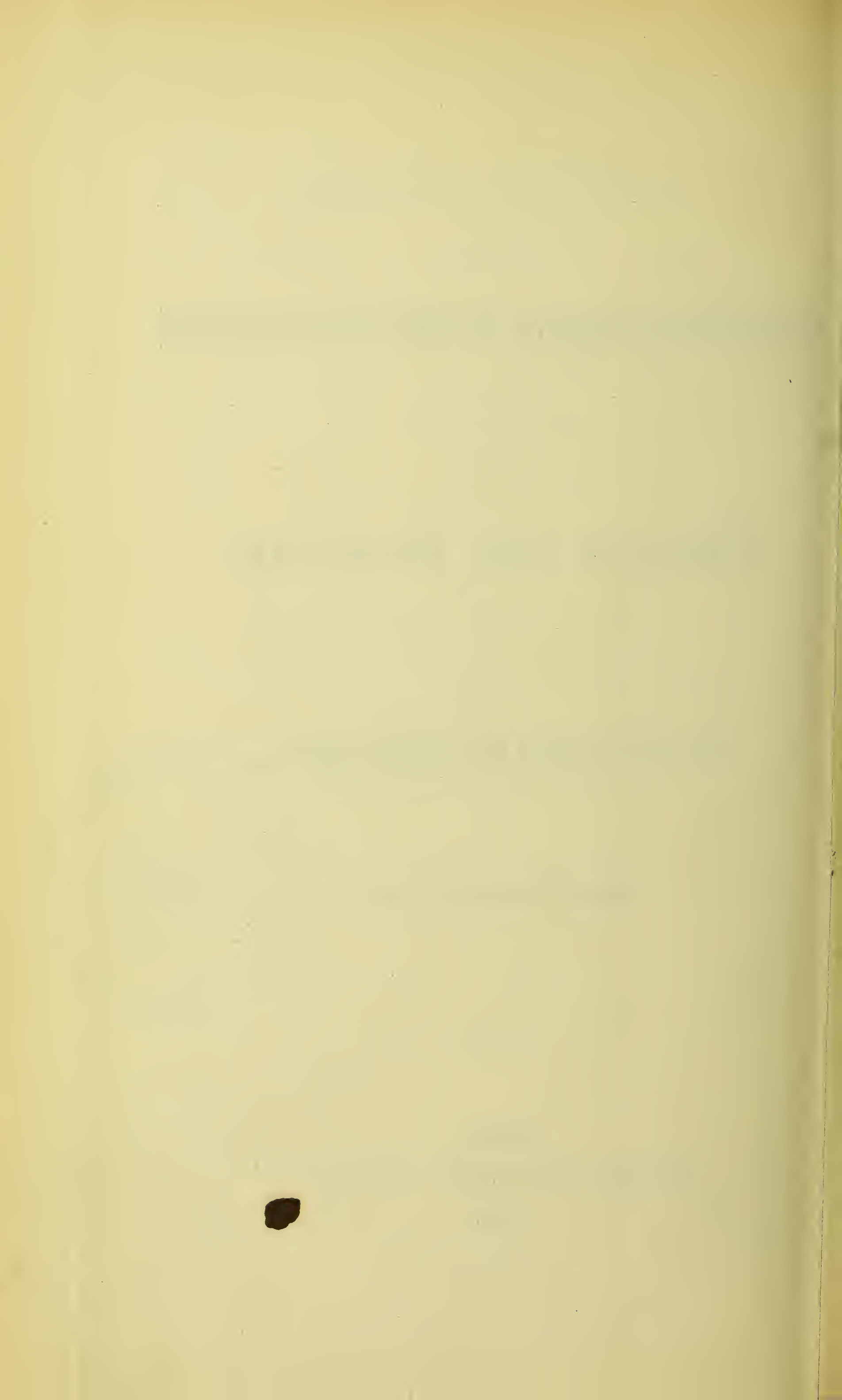
Theorie der Zeugung.

Von

Dr. Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Mit zwei lithographirten Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.



Vorwort.

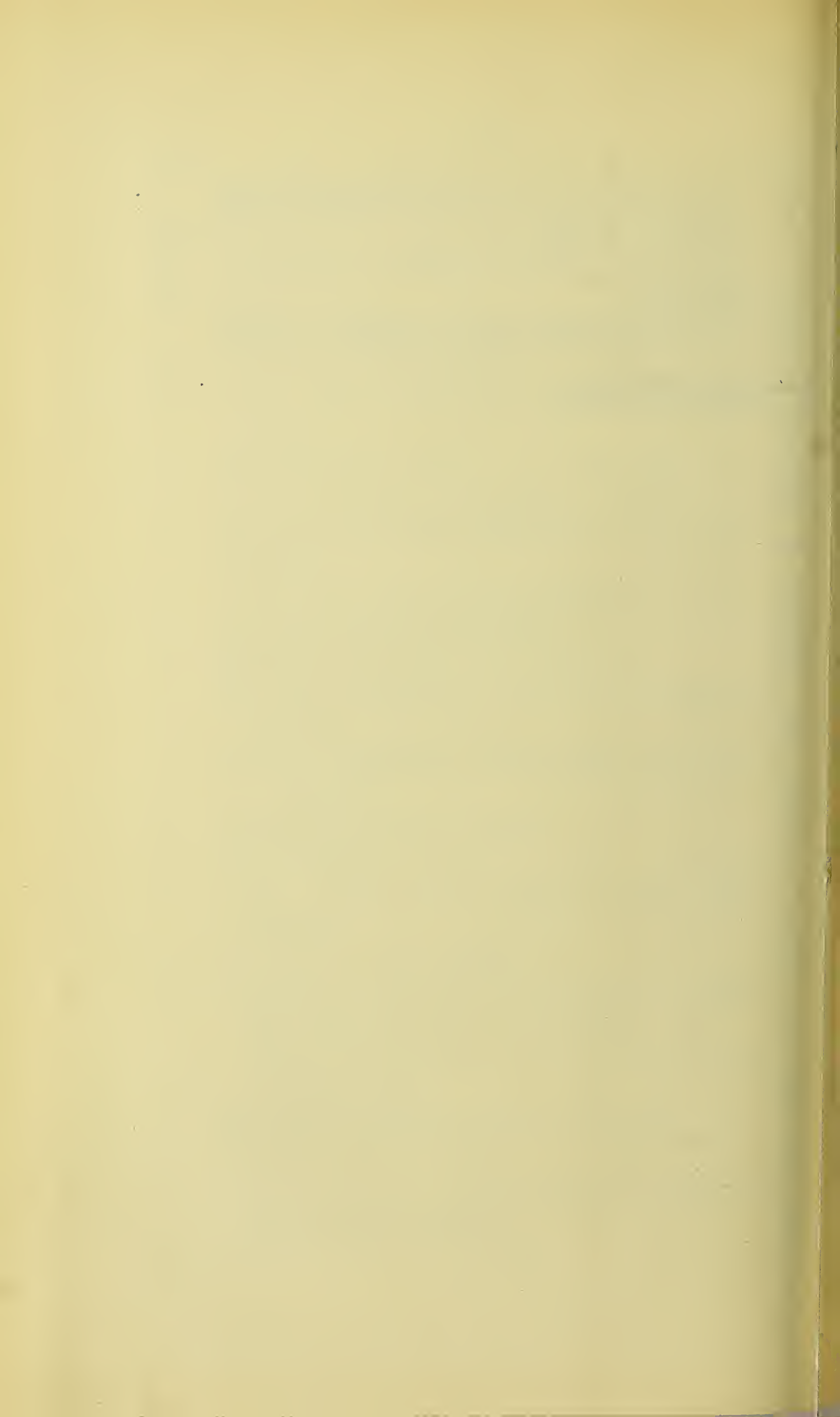
Die mikroskopische Tinctions-Technik macht so bedeutende Fortschritte, dass Untersuchungen, deren Resultate unter dem Einfluss von Tinctions-Methoden stehen, oft schon nach Ablauf weniger Jahre eine erneute Prüfung verlangen. So musste ich mir, auf Grund anderweitig gemachter Erfahrungen, jetzt wieder die Frage vorlegen, ob es mit Hilfe neuer Färbungsmittel nicht gelingen würde, die Zellkerne in den Pollenschläuchen der Angiospermen bis zum Ei zu verfolgen. Das erhoffte Ziel wurde in der That erreicht, was mich veranlasste, meine Untersuchungen über ein weiteres Gebiet auszudehnen. So gelang es mir, eine Anzahl neuer Thatsachen aufzudecken, die, wie mir scheint, ein allgemeineres Interesse beanspruchen dürfen. Die gewonnenen Resultate führten mich dazu, Stellung zu den neueren Theorieen der Zeugung zu nehmen und selbst die Begründung einer solchen Theorie zu versuchen. Dabei machte ich es mir ganz besonders zur Aufgabe, das aus

der Beobachtung sich unmittelbar Ergebende in den Vordergrund zu stellen, an dieses mit den Deutungen direct anzuknüpfen und weiter zu prüfen, in wie fern schon vorhandene Theorieen der Zeugung sich mit den beobachteten Thatsachen in Einklang bringen lassen.

Bonn im October 1884.

Eduard Strasburger.

Inhaltsübersicht.



I. Die Pollenkörner.

Die zwei bis drei vegetativen Zellen, die in den Pollenkörnern von Zamia und Ceratozamia vorhanden sind, werden, wie Juranyi neuerdings zeigte,[1]) nach einander erzeugt. Die ursprüngliche, einzellige Pollenzelle, die wir als progame bezeichnen können, zerfällt kurz vor der Anthere in eine kleinere, vegetative, und eine grössere, progame Zelle nächst höherer Ordnung. Diese letztere theilt sich bei Zamia bereits in eine grössere, generative, und eine zweite, kleinere, vegetative Zelle, während bei Ceratozamia eventuell noch eine dritte vegetative Zelle gebildet wird, somit die Differenzirung des Pollenkorns in die generative Zelle und die vegetativen Zellen erst mit dem dritten Theilungsschritt vollzogen ist. Ungeachtet die vegetativen Zellen nach einander entstehen, sitzen sie doch einander auf und bilden einen zusammenhängenden, gegen die generative Zelle stark vorgewölbten Zellcomplex. Eine Theilung im Innern einzelner vegetativen Zellen ist nicht ausgeschlossen, sie beeinflusst aber den Umriss des ganzen Zellcomplexes nicht.

Falls bei Coniferen nicht eine einfache vegetative Zelle, sondern ein vegetativer Zellcomplex im Pollenkorn gebildet

---

[1]) Ueber den Pollen der Gymnospermen p. 2.

wird, stimmt dieser so sehr mit den entsprechenden Zellcomplexen bei Cycadeen überein, dass er kaum andern Ursprungs als jene sein dürfte. Dies hebt Juranyi bereits hervor und weist auch auf einige unklar gehaltene Angaben bei Tschistiakoff hin,[1]) aus welchen Aehnliches hervorzugehen scheint.

Bei Larix europaea habe ich, mit dem zu erwartenden Resultat, den Vorgang an Alcohol-Material verfolgen können. Kurz vor der Anthese theilt sich die progame Pollenzelle erster Ordnung in eine grosse, progame Pollenzelle zweiter Ordnung und in eine kleine, biconvexe, vegetative Zelle (Taf. I Fig. 50). Der Inhalt der letzteren wird alsbald stark lichtbrechend, ihr Zellkern schwer unterscheidbar, gleichzeitig flacht sich ihr ganzer Zellkörper ab. Erst wenn sich diese Zeichen der Desorganisation an der ersten vegetativen Zelle eingestellt haben, wiederholt sich in der progamen Zelle die Theilung, durch welche eine neue kleine, vegetative Zelle über der ersten gebildet wird (Fig. 51). Wie bei dem ersten Theilungsschritt, so sieht man auch bei diesem zweiten den für die kleine Zelle bestimmten Zellkern klein bleiben, den andern rasch an Grösse zunehmen (Fig. 51). Noch während beide Zellkerne gleiche Grösse haben, wird die urglasförmige Zellplatte ausgebildet, welche die vegetative Zelle abtrennt. Diese zweite vegetative Zelle verfällt demselben Schicksal wie die erste, während der Zellkern der progamen Zelle, sich an der Scheidewand der vegetativen Zelle haltend (Fig. 52), bedeutende Gröfse erreicht. Es folgt alsdann der dritte Theilungsschritt. Die vegetative Zelle, die er bildet, ist weit grösser und wölbt sich stark gegen ihre Schwesterzelle

---

[1]) Observ. s. l. dév. et l. germ. du Pollen des Conifères. 1875.

vor (Fig. 53). Da eine weitere Theilung nicht stattfindet, so ist diese Schwesterzelle als generative zu bezeichnen. Der Zellkern der generativen Zelle und der letzten vegetativen haben gleiche Grösse. Die letzte vegetative Zelle setzt geradlinig an ihre beiden desorganisirten Vorgängerinnen an. Diese beiden desorganisirten, vegetativen Zellen sehen schliesslich wie Spalten in der Pollenwandung aus. Die dritte, nicht desorganisirte, vegetative Zelle theilt sich aber in eine kleinere Stielzelle und eine grössere Körperzelle (Fig. 54) und ausnahmsweise kann letztere sogar noch eine longitudinale Theilung eingehen. [1]) Bei den meisten Coniferen ist mit dem ersten Theilungsschritt die Trennung der progamen Zelle in eine kleinere vegetative und grössere generative vollzogen, so bei den Pinus-Arten u. a. m. [2])

Auch für den vegetativen Zellcomplex im Pollenkorn der Gnetacee, Ephedra altissima stellte Juranyi fest, [3]) dass derselbe aufeinander folgenden Theilungen der progamen Zelle seine Entstehung verdankt. Einzelne der so gebildeten Zellen können dann noch eine weitere Theilung erfahren.

Für die Cycadeen und die Coniferen ist der Nachweis geführt worden, dass es die generative Zelle ist, die den Pollenschlauch liefert und dass die vegetative Zelle, respective der vegetative Zellcomplex, während der Pollenschlauch-Bildung allmählich zusammenschrumpft. Bei den Gnetaceen dürfte es nicht anders sein, doch fehlen dort noch abschliessende Angaben.

Ist die vegetative Zelle, respective der vegetative Zellcomplex, bei Cycadeen und Coniferen als ein rudimentäres

---

[1]) Juranyi l. c. p. 13.
[2]) Strasburger, Coniferen und Gnetaceen p. 127.
[3]) l. c. p. 14.

Prothallium aufzufassen? Diese Deutung verliert, so scheint es mir, an Wahrscheinlichkeit durch den Nachweis, dass die vegetativen Zellen, wo sie in Mehrzahl vorhanden, nach einander von der progamen Zelle abgegrenzt werden. Für deren prothalloide Natur lässt sich wohl kaum, wie dies von Juranyi geschehen, der Fall von Isoëtes anführen. In der Mikrospore von Isoëtes wird zunächst eine kleine, vegetative Zelle gebildet; dann theilt sich die generative Zelle in einen vierzelligen Complex; doch nur eine Zelle dieses Complexes entwickelt sich zum Antheridium und verdrängt gleichzeitig die anderen. Die verdrängten Zellen mit zum rudimentären Prothallium, dessen Bildung dann auch succedan erfolgt wäre, zu rechnen, geht nicht wohl an, da die Vorgänge, wie sie sich bei Selaginellen abspielen, eine solche Deutung ausschliessen. Die generative Zelle in der Mikrospore der Selaginellen theilt sich nämlich auch in mehrere Zellen, die entweder zum Theil verdrängt werden, oder sämmtlich Spermatozoiden erzeugen und hierdurch ihre Gleichwerthigkeit bekunden. [1]) Ob übrigens die kleine vegetative Zelle im Grunde des Mikrosporangiums von Isoëtes und Selaginella als rudimentäres Prothallium zu deuten ist, muss auch als offene Frage angesehen werden, denn entscheidende Uebergänge, welche eine solche Deutung verlangen würden, fehlen, während andererseits Abgrenzungen unthätiger Zellen bei Bildung von Geschlechtsproducten zu ganz allgemeinen Erscheinungen gehören.

Wie bei Cycadeen und Coniferen constatirt wurde, wandert der Zellkern der generativen Pollenzelle in den Pollenschlauch ein und hält sich nah an dessen fort-

---

[1]) Nach Angaben von Millardet und Pfeffer, vergl. die Zusammenstellung bei Goebel, Grundzüge p. 316.

wachsendem Ende.[1]) Bei den Abietineen erfährt, soweit die Beobachtung reicht, dieser Zellkern nur eine Theilung; bei den Cupressineen hingegen wird von den beiden durch den ersten Theilungsschritt erzeugten Zellkernen der eine noch weiter zerlegt. — Nach dem ersten Theilungsschritt sammelt sich bei den Cupressineen Protoplasma um die beiden Tochterkerne und grenzt sich mit einer Hautschicht ab, so dass wir zwei Primordialzellen im Pollenschlauch-Ende liegen sehen. Um die Nachkommen des Zellkerns der einen dieser beiden Primordialzellen ist hingegen das Protoplasma nicht mehr scharf abgegrenzt. — Goroschankin[2]) giebt an, dass auch bei Pinus Pumilio zur Zeit, wo der Pollenschlauch den Embryosack erreicht, um seinen Zellkern sich eine Primordialzelle bilde; nach vollzogener Zweitheilung ihres Zellkerns soll diese Primordialzelle wieder schwinden.

Wie allgemein bekannt,[3]) findet in den Pollenkörnern der Angiospermen kurz vor der Anthese ein Theilungsvorgang statt, durch welchen die progame Pollenzelle in eine kleine und in eine grosse Zelle zerlegt wird. Die kleine Zelle stimmt in ihrer Gestalt, in dem Ort und in der Art ihrer Anlage so sehr mit den vegetativen Zellen der Gymnospermen überein, dass es ausserordentlich nahe lag, sie auch als vegetative Zelle zu deuten. Diese Deutung ist von keiner Seite beanstandet worden. Nichts desto weniger stellten entsprechende Untersuchungen heraus, dass die kleine im Pollenkorn der Angiospermen gebildete Zelle die generative, ihre grosse Schwesterzelle die vegetative ist.

[1]) Strasburger, Befr. und Zellth. p. 15.

[2]) Ueber den Befruchtungs-Process bei Pinus Pumilio. Strassburg 1883.

[3]) Vergl. Strasburger, Befr. und Zellth. 1877 p. 18. Elfving, Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIII, p. 1.

Die Scheidewand, welche die generative von der vegetativen Zelle trennt (Orchideen), respective die vollständige Wandung der generativen Zelle, wenn sich diese Zelle von der Pollenhaut entfernte, wird bei Angiospermen früher oder später aufgelöst. Wo dies nicht vor Beginn der Pollenschlauch-Bildung geschehen, wandert die generative Zelle in den Pollenschlauch ein (Taf. I Fig. 47). Dies giebt einen wesentlichen Unterschied im Verhalten dieser Zelle gegenüber den vegetativen Zellen der Gymnospermen.

Die Untersuchung der reifen Pollenkörner der Angiospermen lässt uns in den meisten Fällen Differenzen in der Tinctionsfähigkeit des generativen und des vegetativen Zellkerns erkennen. Diese Unterschiede treten weniger bei Carmin-Behandlung, scharf hingegen oft bei Anwendung von Methylgrün oder Jodgrün hervor. Werden entsprechende Pollenkörner in einen Tropfen 1 bis 2 % Essigsäure, die mit Methylgrün oder Jodgrün versetzt ist, gebracht, so stellt sich die in Frage stehende Erscheinung entweder direct oder nach dem Zerdrücken der Pollenkörner an den freigelegten Zellkernen ein. — Da Methylgrün und Jodgrün sich übrigens gleich verhalten, so soll weiterhin nur von letzterem die Rede sein. — Relativ gering ist bei Tradescantia virginica der Unterschied in der Tinction der beiden Zellkerne in Jodgrün-Essigsäure, sehr bedeutend hingegen bei den meisten Monocotyledonen, den untersuchten Ranunculaceen, Papaveraceen, Cruciferen, Celastraceen, Umbelliferen, Asperifolien, Compositen u. a. m. Dass übrigens die Tinctionsfähigkeit in Jodgrün nicht zu den nothwendigen Attributen des generativen Zellkerns gehört, geht aus dem Umstande hervor, dass es bei den Dicotylen ganze Familien giebt, in welchen die Färbung weder des vegetativen noch auch des generativen Zellkerns

auf diese Weise gelingt. So war es beispielsweise bei den untersuchten Caryophyllaceen, Malvaceen, Geraniaceen, Cactaceen, Rosaceen, Convolvulaceen, Scrophulariaceen, Gesneriaceen u. a. m., und auch unter den Monocotyledonen ist bei Hemerocallis der generative Zellkern kaum mit Jodgrün-Essigsäure zu tingiren.

Der Umstand, dass es bei vielen, vornehmlich dicotylen Pflanzen im reifen Pollenkorn nicht mehr möglich ist, mit Jodgrün den Zellkern nachzuweisen, hatte in mir die Vorstellung erweckt, dass in solchen Fällen die Zellkerne im reifen Pollenkorn zerfallen. Letzteres ist nun durchaus nicht der Fall. Wo Jodgrün ohne Wirkung bleibt, gelingt oft der Nachweis der generativen und vegetativen, oder doch der leichter tingirbaren generativen Zellkerne mit Pikrocarmin. Dieses Reagens dringt aber nicht durch die Pollenhäute ein und müssen die Pollenkörner daher stets in demselben zerdrückt werden. Guter Pikrocarmin tingirt in wenigen Minuten, ruft aber Quellungserscheinungen an den Zellkernen hervor, so dass uns diese in etwas veränderter Gestalt entgegentreten. Dieses Reagens kann sogar unter Umständen die zu beobachtenden Zellkerne ganz zerstören: so beispielsweise bei Epilobium. Wo mit Picrokarmin der erwünschte Effect nicht erreicht wurde, lässt sich derselbe mit Boraxcarmin bei richtiger Behandlung wohl noch erreichen. Die Pollenkörner werden zunächst in einen Tropfen 2 % Essigsäure gelegt; nach einiger Zeit setzt man vom Deckglasrande einen Tropfen Boraxcarmin hinzu und lässt eine Stunde einwirken. Hiernach fügt man einige Tropfen Salzsäure - Alcohol (0,5 Theile concentr. Salzsäure zu 100 Theilen 70 % Alcohols) hinzu, während man den Carmin durch Fliesspapier vorsichtig aufsaugen lässt; schliesslich lässt man etwas ver-

dünntes Glycerin zu dem Präparat hinzutreten. Das Präparat ist während der Behandlung vor Verdunstung zu schützen. Auf diesem Wege können die Kerntinctionen auffallend schön werden. — Wir können schliesslich bei grösseren Pollenkörnern es auch noch versuchen, die Zellkerne auf Schnitten nachzuweisen. Die Pollenkörner müssen zu diesem Zwecke durch mindestens mehrtägiges Liegen in absolutem Alcohol gehärtet und dann nach der bekannten Methode in Gummi geschnitten werden. Die Schnitte tingiren wir dann in der einen oder der andern Weise, wobei es zunächst von Vortheil sein kann, etwa vorhandene Stärkekörner verquellen zu lassen. Erwähnt sei zuletzt noch, dass in manchen Fällen zum Nachweis der schlecht tingirbaren vegetativen Zellkerne 2 % Essigsäure, die mit einer Spur Gentianaviolett versetzt ist, gute Dienste leistet. Das Gentianaviolett tingirt zwar den ganzen Zellinhalt, lässt aber doch meist in demselben, wenn man Ueberfärbungen zu vermeiden weiss, die Zellkerne distinct hervortreten.

Mit Hilfe der genannten Methoden ist es mir gelungen, in allen Fällen, die ich einem eingehenden Studium unterzog, Zellkerne auch im reifen Pollenkorne nachzuweisen.

Im Augenblicke der Theilung, welche die progame Pollenzelle in die generative und die vegetative Zelle zerlegt, sind die beiden Tochterkern-Anlagen gleich (Taf. I Fig. 4, 5). Doch schon auf nächstfolgenden Entwicklungsstadien pflegen sich die Unterschiede zu markiren. Der vegetative Zellkern nimmt rascher an Grösse zu als der generative und fährt fort zu wachsen, auch nachdem letzterer seine definitive, oft nur geringe Grösse erreicht hat. Mit der Grössenzunahme des vegetativen Zellkerns ist aber

eine Abnahme seiner Dichte und seiner Tinctionsfähigkeit in Jodgrün-Essigsäure verbunden. — Der generative Zellkern pflegt auf dem Zustande eines grobfadigen Knäuels zu verharren und erhält nur selten ein Kernkörperchen; der vegetative bildet hingegen meist ein zartes Fadennetz und ein grosses Kernkörperchen aus. An dem Vorhandensein, respective dem Mangel eines grossen Kernkörperchens lassen sich daher oft in dem herausgedrückten Inhalt des Pollenkorns der vegetative und der generative Zellkern unterscheiden; doch können, wie schon angedeutet, auch beide Zellkerne Kernkörperchen besitzen, so beispielsweise bei den Orchideen, wo das Kernkörperchen des generativen Zellkerns kleiner als dasjenige des vegetativen ist; ja es kommt, wenn auch sehr selten (so bei Erodium cicutarium) vor, dass die generativen Zellkerne je ein grosses, der vegetative nur ein kleines Kernkörperchen besitzen.

Dass der Zellkern der grösseren, somit der vegetativen Pollenzelle, oft eigenthümliche Gestalt beim Reifen annimmt, ist schon von verschiedenen Seiten hervorgehoben worden. Dabei kann er bedeutende Streckung und so weit gehende Reduction erfahren, dass er sich schliesslich nur noch als ein feiner, von einem oder von wenigen Fäden durchzogener Schlauch präsentirt. Ein derartiges Verhalten tritt uns z. B. bei Ornithogalum-, auch bei Convallaria-Arten entgegen (Taf. I Fig. 1—3, 6). Dort erkennt man an Stelle des vegetativen Zellkerns oft nur einen einzigen, hin und her gekrümmten Faden, und in einzelnen Pollenkörnern ist auch dieser nicht mehr zu unterscheiden. Trotzdem ist der vegetative Zellkern bei Ornithogalum und Convallaria in keinem Falle wirklich verschwunden, wie das Studium der Pollenschlauch-Bildung lehrt. Er lässt sich im Pollenschlauch stets nachweisen und bildet dort, im einfachsten

Falle, eine gestreckte Höhlung, in welcher der gekrümmte Kernfaden liegt. So lehren uns denn diese Fälle, wie vorsichtig man überhaupt mit seinen Schlüssen über das Schwinden der Zellkerne in Pollenkörnern sein müsse. Thatsächlich ist mir kein Fall sicher bekannt, in welchem der vegetative Zellkern schon innerhalb des Pollenkorns sich desorganisirt hätte.

Wie ich bereits erwähnte, kann der generative Zellkern bis zur vollen Reife des Pollenkorns in seiner Zelle eingeschlossen bleiben. Diese Zelle hat sich dann aber von der Wand des Pollenkorns abgetrennt, gestreckt und an beiden Enden zugespitzt. Der generative Zellkern füllt seine Zelle mehr oder weniger vollständig, in manchen Fällen fast vollkommen aus. In letzterem Falle ist nur in den beiden Enden der Zelle etwas Cytoplasma zu sehen. Die generative Zelle kann bis zum Augenblick der Schlauchbildung erhalten bleiben, mit in den Pollenschlauch wandern und in diesem noch längere Zeit fortbestehen (so bei Digitalis Taf. I Fig. 47). Bei verschiedenen Monocotylen und Dicotylen theilt sich der generative Zellkern noch im Innern des Pollenkorns. Ist derselbe in seiner Zelle eingeschlossen, so theilt sich letztere mit. Die frühzeitige Theilung des generativen Zellkerns ist für viele Species charakteristisch und zeichnet meist ganze Familien, wie Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen, Caryophyllaceen, Umbelliferen, Asperifolien u. s. w. aus. Unter den Araceen fand ich hingegen bei Arum ternatum meist zwei, bei Pothos, Monstera nur einen generativen Zellkern. Bei Arum ternatum ist, wie eben berührt, dieses Verhalten einigen Schwankungen unterworfen, und so auch bei Papaver bracteatum u. a. m. In denjenigen Familien, die durch constante Zweizahl der generativen Zellkerne ausgezeichnet sind, pflegen letztere

sehr klein zu sein und um das Vielfache des Volumens hinter dem vegetativen Zellkerne zurückzubleiben.

Der vegetative Zellkern theilt sich niemals. Zwar führt Elfing [1]) die Cyperaceen als ein Beispiel für solche Theilung an, doch liegen dort die Verhältnisse thatsächlich anders. Was uns nämlich bei Heleocharis palustris, die Elfving hauptsächlich untersuchte, als einzelne Pollenkörner scheinbar entgegentritt, sind, der Anlage nach, Tetraden. Um uns über die Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde zu orientiren, führen wir auf einander folgende Querschnitte durch einen Blüthenstand, der im oberen Theile von noch jungen Blüthenanlagen gebildet wird, aus. Die Untersuchung lässt sich sowohl an frischem, als auch an Alcoholmaterial vornehmen. Wir stellen auf diese Weise fest, dass die jungen Antheren keilförmig gestaltete, drei- bis vielflächig zugeschärfte Pollenmutterzellen führen, die in einem jeden Fache, um einen gemeinsamen Mittelpunkt, radial, in einfacher Schicht angeordnet sind. Die Pollenmutterzellen bilden somit in jedem Fache einen cylindrischen Körper, von annähernd kreisförmigem Querschnitt. Dieser Cylinder wird nach aussen von drei Zellschichten, nämlich von der Tapetenschicht, von der hypodermalen Schicht und von der Epidermis gedeckt. In den Pollenmutterzellen erfolgen alsbald zwei succedane Theilungen. Durch den ersten Theilungsschritt zerfällt die Mutterzelle in eine kleinere, dem Innern des Cylinders, und eine grössere, der Oberfläche desselben zugekehrte Tochterzelle. Die kleinere, innere Zelle theilt sich hierauf in zwei gleiche, die grössere, äussere Zelle in eine kleinere, innere und eine grössere, äussere Zelle. Diese vier Zellen sind zunächst mit gleich

[1]) Elfving, Studien über die Pollenkörner der Angiospermen, Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIII p. 18.

grossen Zellkernen versehen und nur durch Zellplatten gegen einander abgegrenzt. Die drei inneren Zellen ordnen sich annähernd tetraëdrisch an; sie sind zusammen nicht so gross wie die eine äussere Zelle. Die Tetraden dieses Entwicklungszustandes treten bereits leicht aus einander. Der Zellkern der grösseren Zelle wird alsbald voluminöser (Taf. I Fig. 13) und geht in Theilung ein, wobei an einer Seitenwand dieser Zelle, durch urglasförmige Scheidewand, eine kleine, generative Zelle abgegrenzt wird (Fig. 14). Zahlreiche Stärkekörner treten jetzt im Inhalte der grossen, generativen Zelle auf. Gleichzeitig werden die drei Zellkerne der rudimentären Pollenzellen resorbirt, während die sie abgrenzenden Zellplatten sich mehr oder weniger vollständig in quellbare Cellulosewände verwandeln. Diese Wandtheile werden für gewöhnlich nach dem zugeschärften Ende der Tetrade hin verdrängt und erscheinen dort als eine homogene, unregelmässige Wandverdickung (Fig. 15 und 16); sie können aber auch an ihrer Ursprungsstelle verharren und dort vorspringende Leisten, Ringe, ja selbst geschlossene Wände (Fig. 17 und 18) bilden. Thatsächlich wird jetzt somit der ganze, von der ursprünglichen Mutterzellwandung umschlossene Raum von nur einem Pollenkorn, der von Anfang an begünstigten Zelle der Tetrade, eingenommen. Trotz körnigen Inhaltes lässt es sich feststellen, dass in dem reifen Pollenkorn die generative Zelle sich von der Wandung losgelöst und getheilt hat. Jodgrün-Essigsäure tingirt die beiden generativen Zellkerne und zeigt, dass sie dem nicht tingirten, vegetativen, weit grösseren Zellkern anliegen (Fig. 16). Letzterer besitzt ein grosses Kernkörperchen, während solche in den beiden generativen Zellkernen fehlen oder sehr klein sind. Die Membran des reifen Pollenkorns zeigt eine feine, meandrische Zeichnung

und nimmt mit Schwefelsäure orangerothe Färbung an, ohne sich zu lösen. Die Aussenseite des Pollenkorns ist stärker verdickt, oft springt auch unterhalb derselben in dem Winkel, den sie mit den Seitenwänden bildet, eine Verdickungsleiste vor.

Bei allen Scirpeen und Cariceen, die ich bis jetzt untersucht habe, sind die Verhältnisse ähnlich und weisen locale, unregelmässige Wandverdickungen auf verdrängte Schwesterzellen der Tetrade hin. Bei allen Cyperaceen geht somit nur ein Pollenkorn aus einer Pollenmutterzelle hervor.

Interessant ist es, dass auch die den Cyperaceen habituell so ähnlichen Juncaceen Tetraden bilden; doch sind dort die sämmtlichen vier Zellen der Tetrade entwickelt. Für Juncaceen ist das Vorhandensein der Tetraden bereits von H. v. Mohl notificirt[1]) und dieselben auch von Elfving[2]) beschrieben und abgebildet worden. Wie schon aus der Elfving'schen Beschreibung und Abbildung hervorgeht, erfolgt auch bei Juncaceen im reifen Pollenkorn die Zweitheilung des generativen Kerns und seiner Zelle.

Viele Pollenkörner lassen sich, wie bekannt, zum Austreiben der Schläuche in Zuckerwasser bewegen. Von andern, bei denen dies nicht gelingt, habe ich die Schläuche im Griffel und in der Fruchtknotenhöhle verfolgt. Dieses geschah vielfach auch bei solchen Species, deren Pollenkörner mit Erfolg in Zuckerwasser sich cultiviren liessen. Denn nur in den günstigsten Fällen erreichen die Schläuche in letzterem bedeutende Länge und behalten bis zuletzt ihr normales Aussehen. Je nach den Bedürfnissen ver-

---

[1]) Ueber den Bau und die Formen der Pollenkörner. Bern 1834, p. 37 und 77.

[2]) l. c. p. 17 und Taf. III Fig. 80 und 81.

schiedener Pollenkörner schwankt die Concentration der Zuckerlösungen zwischen 1 bis 40 %;[1]) nach dem Beispiel von Kny[2]) wurde diesen Lösungen 1,5 % Gelatine zugesetzt. Manche Pollenkörner (wie beispielsweise diejenigen der Lathyrus-Arten in 15 % Zuckerlösung) treiben sehr leicht Schläuche und können älteren wie jüngeren Blüthen entnommen werden; andere (wie beispielsweise diejenigen von Tradescantia virginica in 5 % Zuckerlösung) müssen aus Antheren, die sich kurz zuvor geöffnet hatten, stammen. An jedem wachsenden Pollenschlauche ist ausser dem langsamen Fortrücken der Spitzen eine meist kräftige Protoplasmaströmung zu beobachten. Letztere ertheilt öfters dem ganzen Protoplasma ein längsstreifiges Aussehen. Durch diese Strömung werden die Zellkerne aus dem Pollenkorn in den Schlauch und dann auch weiter in diesem geführt. Nach rückwärts schliesst das Protoplasma die entleerten Schlauchtheile mehr oder weniger vollständig durch Cellulosepfropfen ab. Nur in relativ seltenen Fällen (so beispielsweise bei Verbacum phoeniceum, den Malvaceen) suchte ich vergeblich nach solchen Pfropfen. Sobald der Pollenschlauch zu leiden beginnt, hört die Strömung in seinem Innern auf und dann pflegt er an seiner Spitze durchbrochen zu werden, wobei ein Theil des Inhalts hervortritt. — Die Pollenkörner können im Wasser so viel Schläuche bilden, als sie Austrittsstellen besitzen; alsbald pflegt sich nur ein Schlauch weiter zu entwickeln. Bei Tradescantia wachsen wohl auch zwei Schläuche weiter, doch sind diese Fälle als durch die künstlichen Bedingungen

---

[1]) Vergl. auch Elfving l. c. p. 3.

[2]) Stzber. des bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Bd. XXIII 12. Juni 1881.

der Cultur veranlasst anzusehen. Auf der Narbe wird auch bei Tradescantia nur ein Schlauch ausgebildet.

Aus den zahlreichen Beobachtungen, die ich angestellt habe, ging zunächst die schon von Elfving[1]) constatirte Thatsache hervor, dass es nicht eine allgemein giltige Reihenfolge für das Eintreten der Zellkerne in den Pollenschlauch giebt. Bei einer grossen Anzahl von Pflanzen, wie Orchideen (Taf. II Fig. 64), Paeonia (Taf. I Fig. 20), Nemophila (Taf. I Fig. 35) u. a. m. geht zwar der vegetative Zellkern constant voran, und dieses Verhalten ist überhaupt das verbreitetste, doch giebt es auch andere Pflanzen, wie Leucoium aestivum, Narcissus poëticus, Iris sibirica, Tradescantia virginica u. a. m., bei welchen man theils den vegetativen, theils den generativen, respective die generativen Zellkerne, der Pollenschlauchspitze näher sieht, auch wohl, wie bei Digitalis purpurea (Taf. I Fig. 46), den vegetativen und generativen Zellkern neben einander findet. Ein constantes Voranschreiten des generativen Zellkerns ist mir für keinen Fall bekannt.

Als zweites ganz allgemeines Ergebniss folgt aus meinen Untersuchungen, dass der generative Zellkern sich schliesslich stets zum Mindesten verdoppelt. Wo somit eine Theilung des generativen Zellkerns nicht schon im Pollenkorn erfolgte, tritt dieselbe sicher noch im Pollenschlauche ein. Freilich gelingt es nur in den günstigen Fällen, die künstlichen Culturen bis zu dem Augenblicke zu fördern, in welchem diese Theilung vor sich geht. Bei Digitalis purpurea in 20 % Zuckerlösung erfolgt beispielsweise die Theilung, bei mittlerer Zimmertemperatur, erst nach etwa 36 Stunden; bei Lathyrus in 15 % Zuckerlösung nach 15

---

[1]) l. c. p. 24.

bis 20 Stunden. Dabei haben die Schläuche bei Lathyrus eine Länge von 1 bis 1,2 mm., bei Staphylea in 5 % Zuckerlösung von 0,4 bis 0,8 mm., bei Paeonia ebenfalls in 5 % Zuckerlösung, etwa von 0,8 mm. erreicht. Hier gelingt es eben bis zu einem so vorgerückten Stadium die Schläuche in normaler Entwicklung zu erhalten. Mit die günstigsten Beobachtungsobjecte geben in dieser Beziehung die Pollenschläuche von Lathyrus montanus Bernh., auch diejenigen der Staphylea- und Convallaria-Arten, ab, in welchen Fällen die Theilung relativ frühzeitig erfolgt. Werden Pollenkörner von Convallaria polygonatum in 10 % Zuckerlösung, die mit Gelatine bis zum Steifwerden versetzt ist, cultivirt, so bleiben sie zunächst gesund, treiben aber nicht ihre Schläuche, während der generative Kern, der sich sonst erst weit im Schlauche zu theilen pflegt, diese Theilung schon innerhalb des Pollenkorns vollzieht. Die Theilungsstadien, die innerhalb solcher Pollenkörner, oder in anderen Fällen innerhalb der Pollenschläuche, fixirt werden, zeigen die charakteristischen Figuren der indirecten Kerntheilung. In den Pollenschläuchen von Convallaria Polygonatum sind diese Theilungsfiguren äusserst klar und zierlich (Taf. I Fig. 8 und 9) und konnten zum Studium der Kerntheilung dienen. Man sieht deutlich, dass der Kern, der sich hier theilt, frei im umgebenden Schlauchplasma liegt und nicht mehr in einer besonderen Zelle eingeschlossen ist. Sehr schöne, wenn auch weniger grosse Theilungsfiguren findet man leicht in den Schläuchen von Staphylea-Arten (Taf. I Fig. 26), deren Schlauch sich durch besondere Dicke auszeichnet. Letzterers ist um so auffallender, als die Pollenkörner selbst relativ klein sind. Der Schlauch, der aus einer der drei Oeffnungen des Pollenkorns hervorwächst, hat alsbald dieselbe Breite wie das ganze Pollenkorn er-

reicht. In manchen Fällen erhält sich die in den Pollenschlauch eingeführte generative Zelle auch noch in diesem sehr lange, so beispielsweise bei Digitalis purpurea, bei der, wie wir bereits wissen, die Theilung sich erst etwa 36 Stunden nach der Aussaat vollzieht. Auf die Theilung des Zellkerns folgt auch die Theilung der generativen Zelle, nach gewohnter Art, durch Bildung einer Zellplatte (Taf. I Fig. 48). Innerhalb der Scheidewand weichen dann die beiden Schwesterzellen aus einander (Fig. 49). — Es werden ganz allgemein nur zwei generative Kerne im Pollenschlauche gebildet, doch ist es nicht ausgeschlossen, dass sich deren Theilung wiederhole. Elfving [1]) hatte bereits beobachtet, dass im reifen Pollenkorn von Andropogon campestris die Zahl der generativen Zellkerne gelegentlich auf drei steigen kann. Ich habe die Wiederholung einer Zweitheilung der generativen Zellkerne einige Mal bei Ornithogalum-Arten und bei Scilla nutans, in Pollenschläuchen, die aus dem Fruchtknoten heraus präparirt waren, beobachtet. Die betreffenden Schläuche führten vier statt zwei generativer Zellkerne. Die sonst allgemein bei der Zweizahl verharrenden generativen Zellkerne büssen mit dem ersten Theilungsschritt ihre Theilungsfähigkeit somit nicht ein.

Auch bei Gymnospermen werden im Allgemeinen nur zwei generative Zellkerne im Pollenschlauche gebildet; wo dies aber die Verhältnisse verlangen, wie bei den Cupressineen, theilt sich der e i n e generative Zellkern weiter.

Wie zuvor im Pollenkorn bei frühzeitiger Theilung, so können wir jetzt auch im Innern des Pollenschlauches feststellen, dafs die beiden Tochterkerne des generativen Zellkerns einander vollständig gleichen. Sie unterscheiden sich

[1]) l. c. p. 15 und Taf. II Fig. 58 und 59.

weder in ihrer Gestalt, noch in ihrer inneren Structur, noch in ihren Reactionen von einander. Wo die generative Zelle zuvor aufgelöst wurde, sind die beiden Schwesterkerne während ihrer Ausbildung in keiner Weise gegen die Umgebung abgeschlossen, was wohl nothwendig wäre, wenn sie verschiedene Eigenschaften erlangen sollten. Während der Ausbildung des ersten generativen Zellkerns lag hingegen, wie wir ja sahen, ein solcher Abschluss vor, die beiden Schwesterkerne waren verschiedenen Bedingungen ausgesetzt und hierdurch die Möglichkeit gegeben, dass der generative und der vegetative Zellkern verschiedenen Charakter annahmen. Ist der generative Zellkern während seiner Theilung noch von seiner Zelle umschlossen und theilt sich auch diese, so sind zwar beide Tochterkerne gegen die Umgebung abgegrenzt, doch in übereinstimmender Weise; sie sind völlig gleichen Bedingungen ausgesetzt und verhalten sich daher in ihrer ganzen Ausbildung auch gleich (Taf. I Fig. 48, 49).

Als drittes allgemeines Ergebniss meiner diesbezüglichen Untersuchungen gilt, dass die beiden generativen Zellkerne nicht aufgelöst werden. Sie gelangen vielmehr bis in das Innere der Samenknospe. Die negativen Resultate meiner früheren und Elfving's Untersuchungen waren in dem Mangel einer Methode begründet, welche es gestattet hätte, die Zellkerne bis zum Augenblicke der Befruchtung in dem sehr stark lichtbrechend werdenden Inhalte der Pollenschlauchspitze nachzuweisen. Dies gelingt nunmehr mit Hilfe der zuvor angegebenen Methode: Fixirung mit 2 % Essigsäure, Färbung mit Boraxcarmin, Behandlung mit Salzsäure-Alcohol, Zusatz von Glycerin. So war es mir selbst in einem so schwierigen Falle, wie ihn beispielsweise Torenia asiatica bietet, wo der Pollenschlauch-Inhalt sehr

stark lichtbrechend, die generativen Zellkerne äusserst klein sind (Taf. II Fig. 90, 91), möglich, letztere nachzuweisen. Oefters ist zu constatiren, dass die beiden generativen Zellkerne kurz vor Eindringen des Pollenschlauches in die Samenknospe eine Volumenabnahme, somit eine Verdichtung erfahren.

Der vegetative Zellkern ist bei Monocotylen, trotzdem er oft eine ganz auffallende Reduction schon innerhalb des Pollenkorns erlitt, auch bis an die Samenknospe zu verfolgen. Bei den Orchideen ist es relativ am leichtesten, das Vorhandensein des vegetativen und der beiden generativen Zellkerne in der an die Mikropyle der Samenknospe herantretenden Pollenschlauchspitze nachzuweisen. [1]) Es gelingt dies schon bei Anwendung von Jodlösung. Der vordere Zellkern ist hier stets der vegetative; er unterscheidet sich in seinem Aussehen und in seiner Jod-Reaction nur wenig von den beiden generativen Zellkernen, doch führt er ein grösseres, die generativen Zellkerne ein bis zwei kleinere Kernkörperchen (Taf. II Fig. 63 a und b). Mit Jodgrün-Essigsäure tritt ein Tinctionsunterschied zwischen dem vegetativen und dem generativen Zellkerne scharf hervor. Doch auch bei Liliaceen, so bei Ornithogalum, wo der vegetative Zellkern äusserst substanzarm und in seiner Gestalt oft stark verändert ist, kann man ihn meist bis zum Augenblick der Befruchtung auffinden. — Anders bei Dicotylen. Hier schwindet der vegetative Zellkern früher oder später im Pollenschlauch und nur die beiden generativen Zellkerne gelangen bis zur Samenknospe. Dieser Punkt ist von Bedeutung, weil er von einer anderen Seite her die Richtigkeit der anderweitig gewonnenen Deutung der im

---

[1]) Dies bereits von Elfving constatirt l. c. p. 5.

Pollenkorn befindlichen Zellkerne stützt. Ein Object, an dem man leicht das Schwinden des vegetativen Zellkerns Schritt für Schritt verfolgen kann, ist Lathyrus montanus. Die angewandte Carmin-Tinction gestattet es, den vegetativen Zellkern bis zum letzten Augenblick seiner individuellen Existenz zu sehen. Dieser Zellkern, der auch hier fast ausnahmslos vorangeführt wird, nimmt an Volumen zu, verliert an Schärfe der Contouren, bildet schliesslich gleichsam nur noch eine etwas dunkler tingirte Wolke im protoplasmatischen Pollenschlauch-Inhalt (Taf. I, Fig. 28) und ist schliesslich nicht mehr nachzuweisen. Die nämlichen Resultate ergiebt eine eingehende Untersuchung der Pollenschläuche von Nemophila-Arten. Der vorauswandernde, vegetative Zellkern (Taf. I Fig. 34) birgt einen äusserst zarten Kernfaden, der nur wenige, dunkler tingirbare Körnchen führt. Weiterhin streckt sich dieser Zellkern, seine Höhlung wird kleiner (Fig. 35); alsbald erkennt man an seiner Statt nur noch einige zerstreute Körnchen im Pollenschlauch-Plasma (Fig. 36), bis auch diese nicht mehr zu unterscheiden sind. Bei Paeonia (Taf. I Fig. 20, 21) lässt sich dieser Vorgang der Auflösung des vegetativen Zellkerns ebenfalls Schritt für Schritt verfolgen. So auch bei Monotropa und in vielen anderen Fällen. Im Allgemeinen pflegt bei Dicotylen die Auflösung des vegetativen Kerns mit der Theilung der generativen mehr oder weniger zusammenzufallen.

Meine Deutung der kleinen Zelle im Pollenkorn der Angiospermen als generativen Zelle muss somit wohl schon hinreichend gestützt erscheinen und steht ihr nur, scheinbar schwerwiegend, die Angabe von Elfving[1]) entgegen, dass bei

---

[1]) l. c. p. 17.

Bildung des Pollenschlauches von Butomus umbellatus die kleine Zelle hin und wieder im Pollenkorn verbleibt. Bei Butomus umbellatus wird, wie Elfving schon angiebt, die generative Zelle relativ spät angelegt, kurz vor Entfaltung der Blüthe. Sie befindet sich an der dem Spalt des Exiniums gegenüber liegenden Seite. Der Zellkern der generativen Zelle theilt sich alsbald, entweder noch während er in seiner Zelle eingeschlossen ist, oder nachdem zuvor die Scheidewand zwischen der generativen und vegetativen Zelle resorbirt wurde.[1]) Die Pollenkörner treiben in 5 % Zuckerlösung nur spärlich Schläuche. Bei scheinbar normaler Schlauchbildung konnte Elfving oft das Verbleiben der generativen Zelle an ihrer Ursprungsstelle im Pollenkorn beobachten. Diese Angabe veranlasste mich, die bestäubten Narben zahlreicher Blüthen zu prüfen, ob auch unter normalen Verhältnissen ein solches Verhalten zu beobachten sei. Doch nicht ein Fall dieser Art ist mir vorgekommen, so dass es auch dem geringsten Zweifel nicht unterliegen kann, dass das eigene, in Zuckerlösung gelegentlich zu beobachtende Verhalten, kein normales ist. Schon das sehr spärliche Austreiben der Pollenschläuche von Butomus in Zuckerwasser zeigt, dass die in letzterem gebotenen Bedingungen den Pollenkörnern dieser Pflanze wenig zusagen. — Es ist bei Butomus auch nicht schwer, auf Längsschnitten die Pollenschläuche durch den Griffel abwärts bis zwischen die Samenknospen hinein zu verfolgen und zu constatiren, dass die generativen Zellkerne bis an die letzteren gelangen.

Wir konnten vorhin bereits gegen die Deutung des vegetativen Zellkörpers im Pollenkorn der Gymnospermen

---

[1]) Ebendaselbst.

als Prothallium, weil dessen Zellen nach einander von der progamen Zelle abgegeben werden, Zweifel erheben; diese Zweifel verstärken sich, wenn wir die bei Angiospermen gewonnenen Resultate mit in Betracht ziehen. Im Pollenkorn der Angiospermen müsste ja die grosse Zelle, da sie vegetativ bleibt, als rudimentäres Prothallium aufgefasst werden. Eine solche Deutung ist doch aber wohl nicht zulässig. Es handelt sich eben bei der Abgrenzung der generativen Zellen bei Angiospermen, wie Gymnospermen, und ich möchte hinzufügen auch bei Selaginellen und Isoëten nicht um einen rudimentären Vorgang, vielmehr um eine physiologische Action, durch welche bestimmte Substanzen von einander geschieden und der Befruchtungs-Act vorbereitet wird. Solche Substanz-Absonderungen treten uns ja auch sonst, in mehr oder weniger auffälliger Form, bei Ausbildung von Geschlechtsproducten entgegen, und wäre ich daher geneigt, die ganzen Pollenkörner der Phanerogamen, sowie die Mikrosporen der Gefässkryptogamen für Homologa der Antheridien zu halten.

Um die Uebersichtlichkeit der Schilderung, die ich von den Pollenkörnern der Angiospermen entworfen habe, nicht zu stören, habe ich in dieselbe möglichst wenige und nur die prägnantesten der beobachteten Beispiele aufgenommen. Ich lasse jetzt kurze Angaben über das ganze Beobachtungs-Material, das sich auf zahlreiche Pflanzenfamilien erstreckt, in systematischer Ordnung folgen.[1])

Liliaceae. Bei Lilium-, Ornithogalum-, Anthericum-, Allium-, Funkia-, Convallaria-, Asparagus-Arten färbt sich der generative Zellkern mit Jodgrün-Essigsäure intensiv, der vegetative Zellkern hingegen nicht. Dieses Verhalten

---

[1]) Vergl. hierzu auch meine älteren Angaben in Befr. und Zellth. p. 18 ff. und Elfving, Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIII p. 4 ff.

ist zum Theil schon an intacten, zum Theil erst an zerdrückten Pollenkörnern festzustellen. Die Färbung in Pikrocarmin gelingt nur an zerdrückten Pollenkörnern, da der Pikrocarmin nicht durch die Pollenhaut dringt. Pikrocarmin färbt beide Kerne oft fast gleich intensiv, den generativen doch aber oft deutlich intensiver. Bei Hemerocallis fulva lassen sich beide Kerne des Pollenkorns mit Jodgrün-Essigsäure sehr schlecht tingiren, so dass der Nachweis ihrer Existenz mit Pikrocarmin zu führen ist. Bei Funkia, Hemerocallis sind die Zellkerne relativ klein im Verhältniss zu der Grösse der Pollenkörner. — Der generative Kern ist fast in allen Fällen grobkörnig, gestreckt. Bei den Allium- und meist auch Convallaria-Arten finden wir ihn im reifen Korn ganz frei, sonst auch noch im reifen Pollenkorn in der generativen Zelle eingeschlossen, die er in den meisten Fällen so ausfüllt, dass nur an den beiden zugespitzten Enden dieser Zelle das Cytoplasma noch zu sehen ist. Wesentlich grösser als ihr Zellkern ist hingegen die generative Zelle bei Anthericum ramosum[1]) und den Ornithogalum-Arten. Der vegetative Zellkern ist stets sehr inhaltsarm, meist von ganz unregelmässiger Gestalt; bei Ornithogalum- und Convallaria-Arten (Taf. I Fig. 1—3 und 6—7) zeigt er sich auf nur wenige Fadenstränge reducirt. Bei Funkia besitzt er noch im reifen Zustande ein Kernkörperchen, das sonst auf früheren Entwicklungsstadien schon schwindet. Bei Anthericum ramosum hat auch der generative Zellkern ein wenn auch kleines Kernkörperchen aufzuweisen. — Die Entwicklungsgeschichte zeigt bei Ornithogalum-Arten, dass der vegetative Zellkern schon in Pollenkörnern aus $^1/_3$ hohen Blüthen-

---

[1]) Vergl. auch Elfving l. c. p. 7 und Taf. I Fig. 1—6.

knospen seine Tinctionsfähigkeit in Jodgrün-Essigsäure verliert, alsbald sich unregelmässig auszubuchten beginnt, schlauchförmig streckt, sein Kernkörperchen und seine scharfen Umrisse einbüsst und weiterhin allmählich zu dem hohen Grade der Reduction gelangt, der uns in fertigen Pollenkörnern (Fig. 1—3) entgegentrat. — Bei Convallaria Polygonatum erfolgt in $^1/_3$ hohen Knospen die Theilung der progamen Pollenzelle, wobei sich leicht feststellen lässt, dass der progame Zellkern nach dem gewohnten Modus indirecter Kerntheilung die Tochterkerne bildet und diese zunächst einander völlig gleichen (Taf. I Fig. 4, 5). Die Unterschiede zwischen den beiden Schwesterkernen prägen sich alsdann rasch aus. Auch der generative Zellkern besitzt zunächst ein Kernkörperchen, das er aber in Kürze einbüsst.

Amaryllidaceae. Narcissus poëticus, Leucojum aestivum, Clivia nobilis bieten im Wesentlichen dieselben Verhältnisse wie die Liliaceen dar. Das an den beiden zugespitzten Enden der generativen Zelle von Narcissus poëticus angesammelte Cytoplasma ist durch gelbliche Körnchen ausgezeichnet. Die beiden Zellkerne in den Pollenkörnern von Leucojum aestivum sind relativ gross, der vegetative zunächst mit grossem Kernkörperchen ausgestattet, das bei der Reife schwindet. Clivia nobilis (Taf. I Fig. 10) ist ein schönes Object, um den in seiner Zelle eingeschlossenen, gestreckten, generativen und den rundlichen, vegetativen Zellkern innerhalb des Pollenkorns zu beobachten.

Juncaceae. Zeigen uns Tetraden. Bei Juncus, Luzula sieht man in jedem Theilkorn der Tetrade zwei kleine, leicht mit Jodgrün-Essigsäure tingirbare, gestreckte, generative, oft noch in ihren generativen Zellen eingeschlossene Zellkerne und einen grösseren sich nicht tingirenden,

meist noch mit Kernkörperchen versehenen, vegetativen Zellkern.

Iridaceae. Iris sibirica zeigt einen kleinen, generativen, compacten Zellkern, entweder frei oder noch in seiner Zelle eingeschlossen, und einen grossen, mit Kernkörperchen versehenen, vegetativen Zellkern. Nur die generativen Zellkerne sind mit Jodgrün-Essigsäure tingirbar. Bei Gladiolus communis lässt sich auch der generative Zellkern mit Jodgrün-Essigsäure schwach tingiren. Der generative wie der vegetative Zellkern sind leicht mit Pikrocarmin nachzuweisen, beide erscheinen im Verhältniss zur Grösse des Pollenkorns klein.

Commelinaceae. Beide Zellkerne bei Tradescantia virginica und subaspera mit Jodgrün-Essigsäure leicht nachzuweisen. Der vegetative Kern färbt sich hier auffallender Weise, nur wenig schwächer als der generative. Das Fadengerüst im generativen Kern ist gröber als im vegetativen. Die generative Zelle schwindet erst im reifen Korn, ihr Zellkern ist sehr gestreckt, wurmförmig oder mondsichelförmig (Fig. 11 und 12), während der vegetative Zellkern schliesslich ganz unregelmässig gelappte Formen annehmen kann.

Pandaneae. Bei Pandanus der generative Zellkern mit Jodgrün-Essigsäure tingirbar, ohne Kernkörperchen, der vegetative nicht tingirbar, etwas grösser, mit Kernkörperchen.

Araceae. Bei Arum ternatum lassen sich in den schön durchsichtigen Pollenkörnern die meist in Zweizahl vorhandenen, oft noch in ihren Zellen eingeschlossenen generativen Zellkerne leicht mit Jodgrün färben; der unregelmässig contourirte, verschrumpfte, vegetative Zellkern färbt sich langsamer und nur schwach. Bei Pothos, Mon-

stera fand ich im reifen Pollenkorn nur einen generativen Zellkern.

Cyperaceae. Besitzen Tetraden, in welchen aber nur ein Theilkorn sich weiter entwickelt, die anderen verdrängt werden. Sie zeigen zwei kleine, generative, mit Jodgrün-Essigsäure tingirbare und einen nicht tingirbaren, grösseren, vegetativen Zellkern (Taf. I Fig. 13—18).

Gramineae. Meist sind zwei kleinere, gestreckte, mit Jodgrün-Essigsäure tingirbare, im unversehrten Pollenkorn nachweisbare, noch innerhalb ihrer Zellen eingeschlossene oder freie, generative Zellkerne und ein grösserer, nicht tingirbarer, zunächst rundlicher, dann sich streckender, vegetativer Zellkern vorhanden. Letzteren bringt man leicht in dem in Pikrocarmin herausgepressten Inhalt zur Ansicht.

Orchidaceae. Ein generativer und ein vegetativer Zellkern sind vorhanden, beide von fast gleicher Gestalt, auch beide hier mit je einem Kernkörperchen versehen, doch dasjenige des vegetativen grösser. Der generative Kern ist in Jodgrün-Essigsäure gut, der vegetative schlecht zu färben.

Alismaceae. Bei Butomus umbellatus sind zwei kleine, meist freie, generative Zellkerne, die sich intensiv mit Jodgrün-Essigsäure färben, und ein grosser, schwach sich färbender, generativer Zellkern vorhanden.

Caryophyllaceae. Bei Agrostemma Githago, Lychnis dioica, Stellaria media sind zwei kleine generative und ein grösserer vegetativer Zellkern vorhanden. Dieselben lassen sich mit Jodgrün-Essigsäure nicht färben. Der Nachweis gelingt hingegen in dem hervorgedrückten Inhalt mit Pikrocarmin, und zwar bei Stellaria media leichter als bei den beiden anderen genannten Arten. Bei Lychnis Githago

wird die Beobachtung durch den Umstand erschwert, dass die dem Pollenkorn anhaftenden, öligen Massen ebenfalls Farbstoff aufspeichern.

Ranunculaceae. Bei Paeonia-Arten lässt sich mit Jodgrün-Essigsäure auch ein kleiner, generativer, noch in seiner Zelle eingeschlossener und ein grösserer, vegetativer, einen elliptischen Knäuel bildender Zellkern nachweisen (Taf. I Fig. 19). Der generative Zellkern färbt sich intensiv, der vegetative kaum.

Papaveraceae. Papaver bracteatum giebt ein schönes Untersuchungsobject ab. Das glatte, dünnwandige Pollenkorn zeigt nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung sehr schön den gestreckten, in spindelförmiger Zelle eingeschlossenen generativen Zellkern (Taf. I Fig. 22). In älteren Körnern hat sich dieser Zellkern auch wohl getheilt, und seine Nachkommen liegen dann frei im umgebenden Cytoplasma (Fig. 23). Der vegetative Zellkern ist rundlich (Fig. 23), mit Jodgrün-Essigsäure nicht tingirbar, oft kaum nachzuweisen.

Cruciferae. Die Pollenkörner oft sehr klein. Bei Hesperis matronalis, wo sie grösser, lassen sich mit Hilfe von Jodgrün-Essigsäure in dem herausgedrückten Inhalt zwei kleine, generative, sich tingirende und ein grösserer, vegetativer, sich nur schwach tingirender Zellkern nachweisen (Fig. 24). Die beiden generativen Zellkerne sind mit Jodgrün-Essigsäure auch im unversehrten Korn sichtbar zu machen.

Tiliaceae. Bei Sparmannia africana zeigt der in Jodgrün-Essigsäure herausgedrückte Inhalt der Pollenkörner einen generativen, tingirten und einen vegetativen, nicht tingirten Zellkern.

Malvaceae. Es gelingt bei Malva silvestris, crispa u. a. m. mit Pikrocarmin, nicht mit Jodgrün-Essigsäure,

in dem herausgedrückten Inhalt der Pollenkörner zwei Zellkerne, die beide mit Kernkörperchen, die sich nur blass färben, versehen sind, nachzuweisen. Der Nachweis dieser beiden Zellkerne ist auch auf Querschnitten durch Pollenkörner aus Alcohol-Material zu führen (Taf. I Fig. 25). Der eine Zellkern ist generativ, der andere vegetativ. Aeltere Figuren, [1]) welche diese Zellkerne in Auflösung begriffen zeigen sollten, führen sie thatsächlich in einem, unter dem Einfluss der Reagentien veränderten Aussehen vor.

Geraniaceae. Der in Pikrocarmin (nicht in Jodgrün-Essigsäure) herausgedrückte Inhalt von Erodium cicutarium zeigt zwei sich tingirende, gleich grosse Kernkörperchen, die zwei generativen Zellkernen angehören, welche selbst im Reagens desorganisirt worden sind. Der vegetative Zellkern ist oft in der Nähe dieser beiden Kernkörperchen als unregelmässig contourirter, rother, mit unregelmässig sternförmigem Kernkörperchen versehener Fleck zu erkennen. Geht man auf etwas jüngere Zustände zurück, so kann man die generative Zelle in Theilung antreffen und in den beiden generativen Schwesterkernen die durch ihre relativ bedeutende Grösse sich auszeichnenden Kernkörperchen bereits vorfinden, so dass an deren richtiger Deutung, auch im späteren Zustande, nicht gezweifelt werden kann. Hier liegt somit der ungewöhnliche Fall vor, dass die generativen Kerne grössere Kernkörperchen als der vegetative besitzen. Bei den anderen Geraniaceen ist der Nachweis der Zellkerne in den Pollenkörnern meist noch schwerer.

Celastraceae. Bei Staphylea-Arten ist der in seiner

---

[1]) Bau und Wachsthum der Zellhäute. Taf. V. Fig. 21 und 22.

Zelle eingeschlossene, gestreckte, generative Zellkern mit Jodgrün-Essigsäure auch in dem unzerdrückten Pollenkorn nachzuweisen; er tingirt sich stark. In seiner Nähe liegt der grössere, sich nicht tingirende, vegetative Zellkern in Gestalt eines feinfädigen Knäuels.

Callitrichaceae. Callitriche vera zeigt in Jodgrün-Essigsäure zwei tingirte, generative Zellkerne, während der grössere vegetative sich nicht färbt.

Umbelliferae. Bei Archangelica officinalis, Myrrhis odorata u. a. m. sind im herausgedrückten Inhalt des Pollenkorns zwei sehr kleine, generative Zellkerne, die sich in Jodgrün-Essigsäure färben, und ein viel grösserer, sich nicht tingirender, sehr inhaltsarmer, vegetativer Kern zu sehen (Taf. I Fig. 27).

Cactaceae. Cereus speciosissimus besitzt im Pollenkorn zwei kleine, runde, generative Zellkerne und einen grösseren, vegetativen. Dieselben färben sich mit Methylgrün nicht und müssen in dem herausgedrückten Inhalt des Pollenkorns mit Pikrocarmin nachgewiesen werden. Der vegetative Zellkern ist mit grossen Kernkörperchen versehen.

Onagraceae. Bei Epilobium angustifolium sind ein generativer und ein vegetativer Zellkern, die in Jodgrün-Essigsäure nicht, wohl aber in Pikrocarmin sich nachweisen lassen, vorhanden. Doch müssen auch in Pikrocarmin Pollenkörner aus noch geschlossenen Blüthenknospen untersucht werden, da beim Zerdrücken der Pollenkörner aus offenen Blüthen die Zellkerne von dem einwirkenden Reagens zerstört werden. Der Pikrocarmin pflegt überhaupt Quellung an den Zellkernen der Pollenkörner zu veranlassen, und diese Quellung steigert sich hier eben bis zur vollen Desorganisation. Bei anderen Onagraceen ist der Nachweis der Zellkerne in den Pollenkörnern noch schwieriger

als bei Epilobium; ein Zweifel an ihrem Vorhandensein ist aber in keinem Falle mehr gerechtfertigt.

Rosaceae. Ein generativer und ein vegetativer Zellkern lassen sich in den Pollenkörnern von Potentilla recta mit Pikrocarmin leicht, mit Jodgrün-Essigsäure dagegen nicht färben.

Papilionaceae. Bei Lathyrus montanus Bernh. zeigt der in Jodgrün-Essigsäure herausgedrückte Inhalt des Pollenkorns den spindelförmigen, grün gefärbten, generativen und den sich nicht färbenden, schwerer nachweisbaren, vegetativen Zellkern. Letzterer ist grösser, mit Kernkörperchen. In Pikrocarmin herausgedrückt, färben sich beide Kerne; die generative Zelle quillt und vergrössert sich stark, so dass schliesslich der generative Kern in ihrem Innern wie ein Kernkörperchen erscheint. Der Nachweis der Kerne ist eben so leicht bei Faba vulgaris.

Ericaceae-Rhodoreae. Rhododendron-Arten zeigen in jedem der vier Theilkörner der Tetrade unter Einwirkung von Jodgrün-Essigsäure einen sehr kleinen, sich nicht eben stark tingirenden, generativen und einen grossen, unregelmässig contourirten, oft noch mit Kernkörperchen versehenen, sich nicht tingirenden, vegetativen Zellkern.

Ericaceae-Monotropeae. Die beiden Zellkerne in den Pollenkörnern von Monotropa Hypopitys sind mit Jodgrün-Essigsäure selbst in unversehrten Pollenkörnern nachzuweisen. Der gestreckte generative Zellkern ist in seiner spindelförmigen Zelle eingeschlossen, ziemlich grobfädig, ohne Kernkörperchen (Taf. II Fig. 79). Der vegetative Zellkern ist rund, grösser, mit Kernkörperchen, färbt sich nicht. In Pikrocarmin quellen beide Zellkerne in dem herausgedrückten Inhalte, wobei sich auch der generative

Zellkern abrundet; sie färben sich alsdann alle gleich intensiv.

Apocynaceae. Bei Vinca major färben sich die Zellkerne des Pollenkorns mit Jodgrün-Essigsäure nicht und sind auch mit Pikrocarmin nicht nachzuweisen, da letzteres die ganzen Inhaltsmassen des Pollenkorns stark tingirt. Am besten kommt man noch mit der Jodgrün-Essigsäure zum Ziele, wenn man die durch kurzes Liegen in derselben bereits fixirten Pollenkörner zerdrückt, wobei sie sich zum Theil entleeren, während die Zellkerne in ihrem Innern zurückbleiben. Man kann sich alsdann überzeugen, dass ein kleinerer, spindelförmiger, grobkörniger, generativer und ein grösserer, rundlicher, feinkörniger, vegetativer Zellkern im Pollenkorn vorhanden sind. Dass diese Zellkerne wirklich nicht schwinden, zeigt die Cultur der Pollenkörner, wo alsdann in den Pollenschläuchen beide Zellkerne mit Sicherheit sich auffinden lassen (Taf. I Fig. 31). Bei Amsonia salicifolia sind mit Pikrocarmin zwei kleine, meist mit einem oder zwei kleinen Kernkörperchen versehene, generative und ein grösserer, mit grösserem Kernkörperchen versehener, vegetativer Zellkern ohne zu grosse Schwierigkeit nachzuweisen.

Convolvulaceen. Bei Ipomaea-Arten lassen sich die Zellkerne der Pollenkörner mit Jodgrün-Essigsäure nicht nachweisen, dagegen zeigt Pikrocarmin in dem herausgedrückten Inhalte einen spindelförmigen, kleinen, generativen und einen unregelmässigen, grossen, schwach tingirten, vegetativen Zellkern.

Hydrophyllaceae. Nemophila maculata besitzt zwar relativ kleine Pollenkörner, doch sind dieselben so durchsichtig und farblos, mit so dünner und homogener Haut versehen, dass sie sich trotz ihrer geringen Grösse sehr

für die Untersuchung eignen. Wir behandeln sie mit Jodgrün-Essigsäure, ohne sie zu zerdrücken und finden den generativen Zellkern in seiner spindelförmigen Zelle eingeschlossen, schön grün gefärbt, während der schwächer tingirte, vegetative Zellkern nur wenig grösser, rund, oval, auch wohl fadenförmig gestreckt sich zeigt (Taf. I Fig. 32 und 33). Dieser vegetative Zellkern ist im reifen Pollenkorn ganz hohl, denn der Kernfaden liegt nur der Kernwandung an und bildet hier einige sich tingirende Anschwellungen.

Asperifolieae. Die Repräsentanten dieser Familie enthalten wohl alle zwei sehr kleine, generative und einen grösseren, vegetativen Zellkern. Die ersten beiden sind inhaltsreich und färben sich intensiv mit Jodgrün-Essigsäure, der letztere ist inhaltsärmer und nicht, oder doch schwächer tingirbar. Auffallend ist der bedeutende Grössenunterschied, den die Pollenkörner bei den verschiedenen Repräsentanten dieser Familie zeigen und welche die Umrisszeichnungen (Taf. I Fig. 37 bis 43) uns vergegenwärtigen sollen. Während Nonea lutea mittelgrosse Pollenkörner hat, die etwa auf 0,04 mm. Länge 0,03 mm. Breite messen, besitzt Myosotis alpestris die kleinsten mir bekannten Pollenkörner, etwa 0,0055 mm. lang und 0,00275 mm. breit. Dazwischen finden sich alle Mittelstufen. Die kleinen Pollenkörner von Myosotis sind bisquitförmig. Ihr Inhalt ist stark lichtbrechend und es ist daher auch nicht möglich, die Zellkerne in diesem Inhalt mit Sicherheit nachzuweisen. Im Aequator zeigt das Pollenkorn einen helleren Ring, und der Vergleich mit grösseren Formen nah verwandter Arten lehrt, dass in diesem Ring die Austrittstellen für den Pollenschlauch liegen. Man kann denn auch in der That von der Narbe Pollenkörner sammeln, welche von diesem äquatorialen Ringe aus einen äusserst

zarten Schlauch getrieben haben (Fig. 44). Dieser Schlauch hat kaum einen Durchmesser von 0,0009 mm. — Etwas grösser sind die Pollenkörner von Myosotis palustris. Die Species, die uns über den Bau dieser Körner gut aufklären kann, ist Symphytum officinale mit mittelgrossen Pollenkörnern (Fig. 38). An diesen Pollenkörnern ist ein leicht zu beobachtender, äquatorialer Ring entwickelt, in welchem, in gleichen Abständen, elliptische, quer gestreckte Austrittsstellen vertheilt sind. Der ganze Ring ist von einer Verdickung des Intiniums erzeugt, welche besondere Anschwellungen unter den Austrittsstellen bildet. Bei Anchusa sempervirens zeigen die Pollenkörner ausser einem schwach entwickelten, äquatorialen Ringe meridiane Längsspalten im Exinium. Ebenso sind die kleineren Pollenkörner von Cerinthe gebaut. Die grossen Pollenkörner von Nonea lutea sind ohne äquatorialen Ring, weil die Austrittsstellen zu weit aus einander gerückt sind; sie zeigen Längsspalten wie Anchusa. Das gewohnte Aussehen der beiden generativen und des einen vegetativen Zellkerns wird uns durch die Figur 45 für Pulmonaria saccharata vorgeführt.

Scrophulariaceae. Bei Digitalis purpurea sind die Zellkerne der Pollenkörner mit Jodgrün-Essigsäure nicht zu färben, so dass wir wieder zum Pikrocarmin unsere Zuflucht nehmen müssen. In dem herausgedrückten Inhalte finden wir den kleineren, gestreckten, in seiner spindelförmigen Zelle eingeschlossenen, generativen und den unregelmässig rundlichen, grösseren, vegetativen Zellkern. Ganz ebenso verhält sich Torenia asiatica.

Gesneriaceae. Gloxinia-Arten stimmen so vollkommen mit den angeführten Scrophulariaceen überein, dass die für letztere gegebene Schilderung nur wiederholt werden könnte.

Campanulaceae. Die lang spindelförmige, generative Zelle mit Zellkern ist leicht nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung im unversehrten Pollenkorn von Campanula rotundifolia zu sehen, nicht so im herausgedrückten Inhalt des Pollenkorns, da ihr Kern sich nicht färbt. Der vegetative Zellkern lässt sich nur schwer, erst nach Pikrocarmin-Behandlung, zur Ansicht bekommen.

Cucurbitaceae. Bei Bryonia dioica ist der kleinere, spindelförmige, generative Zellkern mit Jodgrün-Essigsäure unschwer nachzuweisen; der grössere, vegetative Zellkern färbt sich hingegen nicht. Bei Momordica elaterium lässt sich auch der generative Zellkern erst in Pikrocarmin tingiren.

Compositae. Centaurea montana hat zwei kleine, auffallend schmale, generative Zellkerne, die sich mit Jodgrün-Essigsäure tingiren, aufzuweisen, während der grössere, vegetative Zellkern ungefärbt bleibt.

II. Das Eindringen der Pollenschläuche in die Narbe und in den Griffel.

Der Bau des Griffels und der Narbe, sowie der leitenden Gewebe, welche die Pollenschläuche von der Narbe bis zur Mikropyle der Samenknospe führen, ist in den Arbeiten von Behrens,[1]) Capus[2]) und Dalmer[3]) eingehend behandelt worden. Ueber die Art des Eindringens der Pollenschläuche in die Narbe sind hingegen in den genannten Arbeiten kaum Andeutungen zu finden. Ich wurde im Laufe meiner Untersuchungen geführt, diesem Vorgang eingehendere Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Der einfachste Fall ist der, wo, wie bei Lilium-Arten, die Pollenschläuche an den einzelligen, keulenförmigen Papillen der Narbe abwärts wachsen, im Grunde zwischen diesen Papillen ihren Weg fortsetzen und so in eine der drei Spalten gelangen, mit welchen der Griffelkanal zwischen den Narbenlappen endet. Die drei engen Spalten gehen in den dreieckigen, mit vorgezogenen Kanten versehenen Griffelkanal über. Die Zellen, welche diesen

---

[1]) Untersuchungen über den anat. Bau des Griffels und der Narbe. Inaug.-Diss. 1875

[2]) Anatomie du tissu conducteur, Ann. d. sc. nat. Bot. 6me sér. T. VII.

[3]) Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIV p. 531.

Kanal auskleiden, sind nach demselben zu etwas vorgewölbt. Sie zeigen sich mit homogenem, stark lichtbrechendem Inhalt an der dem Kanal zugekehrten Seite, im Uebrigen mit feinkörnigem, braunem Inhalt erfüllt. Nach dem Kanal zu sind auch die äusseren Schichten ihrer Wand verquollen. In dem so gebildeten Schleime wachsen die Pollenschläuche abwärts, sich vornehmlich in den vorgezogenen Kanten des Kanals, die sie nach den drei Fruchtknotenfächern leiten, haltend. Der Pollenschlauch gelangt somit bei Lilium-Arten von der Narbe bis in die Fruchtknotenhöhle hinein, ohne in ein geschlossenes Gewebe eindringen zu müssen.

Nicht schwieriger wird das Eindringen den Pollenschläuchen von Atropa Belladonna oder einer anderen Salanacee gemacht, ungeachtet dieselben in ein Gewebe hineinzuwachsen haben. Der Griffel von Atropa Belladonna wird von einem centralen Gewebstrange langgestreckter Zellen durchzogen, die gequollene Seitenwände haben und sehr leicht sich in longitudinale Reihen spalten lassen. Dieser Gewebstrang repräsentirt das leitende Gewebe des Griffels. Seine Zellreihen setzen sich, fächerförmig aus einander strahlend, in das Gewebe der sattelförmigen, schwach zweitheiligen Narbe fort. Sie schliessen dort an die kegelförmigen Papillen der Epidermis an. Auch letztere sind aus dem seitlichen Verbande getreten und so treiben denn die Pollenkörner ihre Schläuche direct zwischen die Zellreihen der Narbe und gelangen, durch diese geführt, weiter in das leitende Gewebe des Griffels.

Anders verhält es sich bei Cereus speciosissimus, wo der Querschnitt durch den langen Griffel einen centralen Kanal aufweist. Dieser Kanal zeigt eine unregelmässig faltige Oberfläche, die von wechselnd grossen Epidermis-

zellen ausgekleidet ist, welche theilweise in blasenförmige, meist einzellige Papillen auswachsen. An diese Epidermis setzt sich eine starke Schicht dünnwandiger, englumiger, inhaltsreicher Zellen an, die, wie der Längsschnitt zeigt, langgestreckt sind, sich leicht seitlich von einander trennen und in Längsreihen spalten. Die im Quirl gestellten Narbenlappen sind dicht mit Büscheln von keulenförmigen Papillen besetzt, in welchen die einzelnen Papillen nur in ihrem oberen Theile frei ausgegliedert sich zeigen. Diese Papillenbüschel entspringen der Epidermis, die ihrerseits ein gestrecktes, dünnwandiges Leitungsgewebe deckt. Letzteres löst sich leicht von dem resistenteren, das Gefässbündel bergenden Gewebe des Narbenlappens ab. Das leitende Gewebe der Narbenlappen geht in das den Griffelkanal umgebende über. Die Pollenschläuche dringen zwischen die Papillen ein und erreichen so das leitende Gewebe der Narbenlappen; hier wachsen sie zwischen den Zellen, in das den Griffelkanal umgebende Gewebe hinab. — Die Pollenschläuche gelangen hier somit nicht in den Griffelkanal, ungeachtet ein solcher vorhanden ist. — Auf Längsschnitten durch den oberen Theil des Griffels und der Narbe ist es leicht, die Pollenschläuche in dem leitenden Gewebe aufzufinden. Noch besser treten sie in dem leitenden Gewebe hervor, wenn die Zellreihen desselben mit Nadeln seitlich aus einander gezogen und so von einander theilweise getrennt werden. Die Pollenschläuche sind alsdann an ihrem körnigen, stärkereichen Inhalt leicht kenntlich. Sie treten nach Jod-Zusatz so auffallend deutlich hervor, dass sich Cereus sogar als ein günstiges Object für den Verfolg der Pollenschläuche im Griffel empfehlen lässt.[1])

[1]) Vergl. dagegen: Bull. d. l. soc. roy. de Bot. de Belgique. T. XXII 2me partie p. 18. 1883.

In den entleerten Theilen der Schläuche werden relativ lange, weissglänzende Cellulosepfropfen gebildet. Im Uebrigen sind die entleerten Schlauchtheile so stark collabirt und so zartwandig, dass sie sich nur schwer unterscheiden lassen. Jedes Pollenkorn hat drei Austrittsstellen, bildet aber, wie das ja auch sonst Regel, nur einen Schlauch. Letzterer besitzt einen Durchmesser von ca. 0,008 mm. Die Pollenschläuche brauchen hier lange Zeit, um bis zu den Samenknospen zu gelangen. Ich schätze diese Zeit nach Umständen bis auf eine Woche. Sind die Pollenschläuche in dem unteren Theile des Griffels angelangt, so findet man in dem oberen Theile des letzteren nur die schwer nachweisbaren, entleerten Pollenschlauchwände, innerhalb welcher sich die Cellulosepfropfen jedoch meist deutlich markiren.

Das Eindringen der Pollenschläuche in das Gewebe der Narbenlappen lässt sich bei Cereus in den Einzelheiten nicht gut verfolgen. Sehr leicht gelingt dies hingegen bei Gramineen oder Cyperaceen. Die zwei Narbenschenkel von Alopecurus pratensis sind mit Anhängseln besetzt, die aus langgestreckten Zellen bestehen. Diese Anhängsel beginnen mit einem zwei- bis dreizelligen Grunde, werden alsbald nur zwei Zellen stark und schliessen mit einer Zelle ab. Die Enden aller der das Anhängsel bildenden Zellen sind frei und springen zahnartig vor. Diese Zähne erscheinen annähernd gleichmässig im Umkreis des Anhängsels vertheilt. An den von Anhängseln freien Stellen erheben die Epidermiszellen der Narbenschenkel ihre oberen Enden als freie Zähne empor. Die Pollenkörner bleiben an der feuchten Oberfläche der Anhängsel haften und treiben alsbald einen Schlauch. Das Pollenkorn hat nur eine Austrittsöffnung, und es kann wohl kommen, dass diese

von dem Anhängsel gerade abgekehrt ist. Dann schmiegt sich der vortretende Pollenschlauch dem Pollenkorn an und wächst an demselben fort, bis dass er das Anhängsel erreicht. Gewöhnlich haften die Pollenkörner an den Endzellen der Anhängsel. Der Pollenschlauch schmiegt sich dieser Endzelle an und wächst an derselben entweder in gerader Richtung oder indem er sie umwindet, abwärts. Ich habe bis zwei volle Schlauchwindungen um ein Anhängsel gesehen. Schliesslich trifft die Pollenschlauchspitze auf einen der Winkel, welche die vorspringenden Zähne mit dem Körper des Anhängsels bilden. Hier dringt die Pollenschlauchspitze vor, indem sie in die Mittellamelle, welche zwei Zellen des Anhängsels trennt, hineinwächst[1]) (Taf. I Fig. 55). Nichts ist leichter, als den an seinem körnigen Inhalt kenntlichen Pollenschlauch im Innern des Anhängsels, bis in das innere Gewebe des Narbenschenkels hinab zu verfolgen (Fig. 55). Ein Anhängsel, an dem mehrere Pollenkörner haften, ist oft von Pollenschläuchen ganz umwunden. Einzelnen Pollenschläuchen gelingt es dann wohl nicht in das Anhängsel selbst einzudringen, sie erreichen den Narbenschenkel und stossen hier alsbald auf einen Winkel, der von einer der vorspringenden Epidermiszellen gebildet wird. — Behandlung der Narbenschenkel mit Chlorzinkjodlösung, andererseits mit concentrirter Schwefelsäure lehrt, dass die Wände der Zellen, zwischen welche die Pollenschläuche eindringen, aus reiner Cellulose bestehen, und dass diese Zellen an der freien Oberfläche nur von einer äusserst zarten Cuticula bedeckt sind. Es gelingt übrigens weder durch Druck, noch mit Hilfe der Nadeln, die Zellen der Anhängsel von einander zu trennen,

[1]) Hier giebt Capus l. c. p. 68 bereits an, dass die Pollenschläuche zwischen die Zellen eindringen.

so dass anzunehmen ist, dass die Pollenschlauchspitze erst eine Quellung der Wandstelle, in welche sie einzudringen hat, durch Ausscheidung veranlasst. Die Pollenschläuche werden, wie auch sonst, allmählich in ihren nach rückwärts gelegenen Theilen leer, während sie am vorderen Ende weiter wachsen. Ist der Inhalt der eingedrungenen Schläuche in die Fruchtknotenhöhle gelangt, so verdorren die beiden Narbenschenkel, während gleichzeitig die entleerten Pollenhäute von den Anhängseln abfallen. An einzelnen Anhängseln kann man wohl noch den anhaftenden, collabirten, leeren Pollenschlauch erkennen, schwerer gelingt es jetzt, ihn im Innern eines Anhängsels und des Narbenschenkels zu verfolgen.

Andere Gramineen verhalten sich ganz ähnlich. Bei Triticum durum bestehen die Anhängsel der beiden Narbenschenkel aus einer weit grösseren Anzahl von Zellen. Diese Zellen sind kürzer und stehen in geraden Reihen bis an 12 Etagen hoch über einander. Jede Zelle endet auch hier in einem freien Zahn. Die Pollenschläuche dringen in derselben Weise, wie bei Alopecurus, in die Anhängsel ein. Auf einander folgende Querschnitte durch den Fruchtknoten, von dessen Scheitel bis zur Basis, zeigen, dass die beiden Narbenschenkel bis auf ihren Grund getrennt bleiben. Das leitende Gewebe derselben vereinigt sich erst innerhalb der Fruchtknotenwandung und steigt dann in letzterer abwärts, in der Mediane des Fruchtblattes vor der vordern Kante der Samenknospe sich haltend. Auf diesem Wege werden die Pollenschläuche bis zu der grundsichtigen Mikropyle der Samenknospe geführt.

Doch mit dem bisher Geschilderten sind die möglichen Arten des Eindringens der Pollenschläuche in die Narbe nicht erschöpft, wie wir dies leicht bei Agrostemma Githago

constatiren können. Die fünf Griffel sind an der inneren Fläche, der Narbenfläche, mit langen, kegelförmigen Papillen besetzt, und zwar wächst hier jede Zelle an ihrem oberen Rande in eine solche Papille aus (Taf. I Fig. 56 b). Die Aussenfläche und die Flanken der Griffel tragen lange, stark verdickte und zugespitzte Haare, deren von einer Zelle gebildeter Körper leicht von seinem zweizelligen Träger abfällt. Die Wandung der Papillen färbt sich mit Chlorzinkjodlösung violett; concentrirte Schwefelsäure zeigt an ihnen eine neue äusserst zarte Cuticula. Die Haare an der Aussenseite und den Flanken der Griffel sind hingegen verholzt, ihre Cuticula ist stark, sie wird bei der Schwefelsäure-Behandlung spiralig gesprengt. In den Papillen ist Protoplasma-Strömung zu beobachten; einzelne führen Oeltropfen. Wie der Querschnitt durch den Griffel zeigt, wird derselbe breiter nach der die Papillen tragenden Narbenfläche; diese Seite ist abgeflacht. In der schmäleren Rückenseite des Griffels verläuft das Gefässbündel. An die mit Papillen besetzte Epidermis der Narbenfläche grenzt das leitende Gewebe, dessen Zellwände leicht quellen. Nur die an das Gefässbündel anstossenden Zellen führen Stärke, diese ist hingegen in dem leitenden Gewebe nicht zu finden. Die Pollenkörner bleiben an der Oberfläche der Papillen haften. Sie besitzen wohl an 50 bis 60 Austrittsstellen, treiben aber doch nur einen oder nur wenige Schläuche. Jede Ausstrittstelle ist von einem zarten, cutinisirten Deckel bedeckt, der von dem austreibenden Schlauch zur Seite gedrängt wird. Der Pollenschlauch erreicht alsbald die Papille, löst deren Wandung an der Berührungsstelle auf und dringt in dieselbe ein (Taf. I Fig. 56 a und 56 b). Auch zwei Schläuche desselben Pollenkorns können in eine Papille hineintreten (Fig. 56 c). Oder es treibt ein Pollen-

korn auch wohl einen Schlauch in diese, einen anderen in jene Papille (Fig. 56 d). Ein Schlauch nur entwickelt sich dann schliesslich weiter (Fig. 56 c und 56 d), wenn auch der andere hin und wieder bedeutende Länge erreichen kann. Oft begnügt sich der eine Schlauch damit, einer Papille anzuwachsen, ohne in dieselbe einzudringen (Fig. 56 b). Der in die Papille eingedrungene Pollenschlauch kann eine falsche Richtung einschlagen und erst umlenken, wenn er die Spitze der Papille erreicht hat (Fig. 56 e). Er kann relativ dünn bleiben, oder auch das ganze Haar vollständig ausfüllen. Ist der Pollenschlauch dünn und hat er den Inhalt der Papille nicht allzu stark verdrängt, so kann in diesem die Protoplasma-Strömung fortdauern. Der protoplasmatische Zellleib der Papille braucht somit durch den eingedrungenen Pollenschlauch nicht getödtet zu werden; die Papille bleibt daher auch turgescent. Hat der Pollenschlauch den Zellleib der Papille hingegen getödtet, so füllt er die ganze Papille aus und verleiht ihr hierdurch die nöthige Festigkeit. Auch zwei Pollenschläuche, von verschiedenen Pollenkörnern stammend, können ausnahmsweise in dieselbe Papille eindringen und neben einander in derselben fortwachsen. Man beobachtet auch wohl, dass ein Pollenschlauch einseitige Auftreibungen in einer Papille bildet (Fig. 56 b in der obersten Papille); auch kann er sich gelegentlich in der Papille verzweigen, doch nur einen seiner Zweige dann weiter fördern. — Hat die Pollenschlauchspitze die Basis des Haares erreicht, so durchbricht sie dieselbe, um in das leitende Gewebe des Griffels zu treten (Fig. 56 b, 56 c und 56 d). Sie dringt stets aus der Papille zwischen die Wände der Zellen des leitenden Gewebes ein und wächst nun auch zwischen den Zellen weiter. Der Schlauch zeigt sich im Griffelgewebe nur

von einer äusserst zarten Membran umgeben. — Als Ausnahme kommt es vor, dass ein Pollenschlauch an der Oberfläche eines Haares abwärts wächst, die Narbenfläche erreicht und hier durch die Wand zwischen zwei Epidermiszellen in das Griffelgewebe eindringt. Ist das Pollenkorn vom Inhalt vollständig entleert, so klappt es zusammen und fällt schliesslich auch von der Narbe ab. An den Papillen sind alsdann noch Schlauchfortsätze zu finden, auch wohl im Innern der Papillen entleerte Schläuche mit Inhaltsresten zu erkennen. Innerhalb des leitenden Gewebes im Griffel findet man die Cellulosepfropfen in den entleerten Schläuchen.

Bei den anderen untersuchten Caryophylleen fand ich die Schläuche an den Papillen der Narben abwärts wachsend und zwischen den Epidermiszellen in das Gewebe der Griffel eindringend, so wie dies ausnahmsweise auch bei Agrostemma geschieht. Bei Alsine media schwillt die Pollenschlauchspitze oft etwas an, bevor sie zwischen die Epidermiszellen hineinwächst. Anwendung concentrirter Schwefelsäure zeigte, dass die Papillen von Alsine media eine dickere Cuticula als diejenigen von Agrostemma besitzen.

Agrostemma ähnlich, doch in anderer Beziehung wieder recht eigenartig, verhalten sich die Malvaceen. Die Griffel beispielsweise von Malva silvestris sind an ihrer inneren Fläche, der Narbenfläche, mit sich zuspitzenden, ziemlich langen, dünnwandigen Papillen besetzt. Jede Epidermiszelle bildet hier eine solche Papille. Unter der Epidermis liegt das aus gestreckten Zellen bestehende Leitungsgewebe; dann folgt nach dem Rücken des Griffels zu das Gefässbündel. Die Griffel verwachsen zu einer Griffelsäule, die im Querschnitt das leitende Gewebe zu einem centralen, farblosen Cylinder vereinigt zeigt. Die

Oberfläche des Cylinders ist, der Zahl der die Griffelsäule bildenden Griffel entsprechend, gebuchtet. Die Zellen dieses leitenden Gewebes zeigen gequollene Wände. — Die Pollenkörner haften an der Spitze der Papillen (Taf. II Fig. 57 bis 59). Das Pollenkorn treibt zahlreiche, kurze, dünne, sich durch einander schlingende und krümmende Schläuche an der den Papillen zugekehrten Seite. Einzelne dieser Schläuche, die auf den Scheitel der Papillen getroffen haben, dringen in das Innere derselben ein und wachsen dort abwärts. Sie allein entwickeln sich weiter und schwellen bedeutend an, während die unthätigen Schläuche kurz bleiben. — In der Bildung der zahlreichen Schläuche ist hier somit eine Einrichtung gegeben, welche das Treffen auf einzelne Papillenscheitel erleichtert und zur Befestigung des Pollenkorns an der Narbe wesentlich beiträgt. — Die Austrittsstellen der anschwellenden Schläuche in der Exine des Pollenkorns werden nachträglich etwas erweitert. Von den in die Papillen eingedrungenen Schläuchen entwickelt sich schliesslich nur einer weiter, wenn auch andere bis zum Grunde der Papillen vorgedrungen sind. Die Schläuche füllen ihre respectiven Papillen vollständig aus, erweitern sich demgemäss, wie diese, am Grunde. Einer derselben durchbricht schliesslich die Innenwand der die Papille tragenden Epidermiszelle und tritt zwischen die Zellen des leitenden Gewebes ein. Hier wächst der Schlauch übrigens meist nicht sofort weiter; es sammelt sich vielmehr der Inhalt des Pollenkorns zu einer unregelmässig contourirten, annähernd elliptischen, in der Längsrichtung gestreckten Masse an. Diese Masse zeigt die charakteristische gelbliche Färbung des Polleninhalts. Inzwischen entleert sich das Pollenkorn ohne zusammenzufallen. Dann wächst der angesammelte Inhalt mit einem dicken Schlauche in dem

leitenden Gewebe abwärts. Die gesammte Inhaltsmasse folgt alsbald nach und von der äusserst zarten Membran, die sie zurücklässt, ist dann nichts mehr zu erkennen. Oft staut sich diese Plasmamasse auch weiterhin im leitenden Gewebe zu einem elliptischen Körper an der alsbald wieder seinen Weg fortsetzt (Fig. 57). In der hinter dem fortschreitenden Inhalte zurückbleibenden Haut werden Cellulosepfropfen nicht gebildet. Dieses ganze Fortschreiten der Protoplasten des Pollenkorns mahnt hier auffallend an dasjenige eines Plasmodiums und lässt sich der Pollenschlauchinhalt hier wohl direct mit einem solchen vergleichen. — Besonders instructive Präparate erhält man von Alcohol-Material, das, mit Carbol-Alcohol durchsichtig gemacht, dann in Glycerin eingelegt wird. Die entleerten Pollenkörner fallen im Alcohol zusammen; auch werden unter dem Einflusse desselben einzelne Pollenkörner entleert, und zwar durch das Bersten der zarten, unbenutzten Pollenschläuche, somit an der der Narbe zugekehrten Seite. Der entleerte Inhalt wird auf diese Weise zwischen den leitenden Papillen durch den Alcohol fixirt und es sieht aus, als wenn der gesammte Polleninhalt hier schon als zusammenhängende Masse frei aus dem Pollenkorn hervorgetreten wäre. Auch unter normalen Verhältnissen kommen derartige Entleerungen von Pollenkörnern, welche irgendwie gelitten haben, vor. — Das leitende Gewebe der Griffelsäule setzt sich in die Axe des Fruchtknotens fest; seine Ausbuchtungen sind der Mediane der Fächer entsprechend orientirt. Am Grunde des Fruchtknotens vertheilt sich das leitende Gewebe auf die einzelnen Fächer. Jedes Fach enthält eine am Innenwinkel desselben inserirte, anatrope Samenknospe, die ihre Mikropyle nach unten kehrt. Die Mikropyle reicht tiefer als die Insertionsstelle des Funi-

culus und biegt sich unter derselben dem eintretenden Leitungsstrange zu. — Die abwärts kriechenden Inhaltsmassen der Pollenkörner sind alsbald in das leitende Gewebe des Fruchtknoteninnern gelangt. Auf radialen Längsschnitten gelingt es hier leicht, die Pollenschläuche zu sehen und auf ihrem Wege bis zur Mikropyle der Samenknospen zu verfolgen. Die von dem Protoplasma der Pollenkörner entleerte Griffelsäule wird alsdann sammt dem Androeceum und der welken Blumenkrone abgeworfen.

Ebenso wie Malva silvestris können Althaea- und Malope-Arten mit dem gleichen Resultate und zum Theil noch besserem Erfolg zur Beobachtung dienen. Dagegen sind doch auch andere Ausbildungen der Narbe in dieser Familie möglich, wie wir dies an dem Beispiel von Anoda hastata sehen wollen.

Die Griffel von Anoda hastata endigen mit einer knopfförmigen, violettrothen Narbe, deren Epidermis, von oben betrachtet, sich aus sehr kleinen, polygonalen, dicht an einander schliessenden, kaum vorgewölbten Zellen gebildet zeigt. An dieser glatten Fläche haften die grossen, mit zahlreichen Austrittsstellen versehenen Pollenkörner. Wie Längsschnitte zeigen, sind die Epidermiszellen der Narbe cylindrisch, gestreckt, fast ihnen nur kommt der violettrothe Farbstoff zu. Das Pollenkorn treibt nur einen Schlauch, oder doch nur einer entwickelt sich weiter. Dieser Schlauch ist relativ dick. Er dringt durch die Aussenwandung in eine Epidermiszelle ein, durchbricht dieselbe hierauf auch an der Basis und tritt in dieser Weise zwischen die Zellen des inneren Narbengewebes ein. Dort schwillt er zu einer unregelmässig keulenförmigen Masse an. Zu einer solchen sammelt sich somit, ähnlich wie wir dies bei Malva gesehen, die Inhaltsmasse des Pollenkorns an, um

weiter abwärts, ebenfalls in ganz ähnlicher Form wie bei Malva, zu wandern. — Die Zellenzüge des leitenden Narbengewebes convergiren nach dem Griffel zu und setzen sich in dessen leitendes Gewebe fort. Letzteres besteht auch hier aus gestreckten Zellenzügen mit quellbaren Seitenwänden. Eine Cuticula ist an der Oberfläche der Narbe nicht nachzuweisen, wohl aber resistiren der Schwefelsäure die schwach verdickten Aussen- und Seitenwände der Epidermiszellen und müssen somit cutinisirt sein. Es kommt hier somit der Pollenschlauchspitze die Fähigkeit zu, eine cutinisirte Zellhaut aufzulösen. — Die Pollenkörner zeigen den auch sonst für Malvaceen giltigen Bau, nur sind die Stacheln sehr klein und nur in geringer Anzahl vorhanden.

Ungeachtet somit zahlreiche Schläuche aus den Pollenkörnern vieler Malvaceen hervortreten, wird im Resultat schliesslich doch nur ein Pollenschlauch weiter entwickelt. In diesem Schlauch werden die Zellkerne fortgeführt, die es uns auch gelang im reifen Pollenkorn nachzuweisen. So hat der Fall der Malvaceen aufgehört eine schwer zu deutende Ausnahme unter den übrigen Pollenkörnern zu bilden.

Mit den hier geschilderten Beispielen sind die wichtigsten, mir bekannt gewordenen Differenzen, die sich beim Eindringen der Pollenschläuche in Griffel und Narbe beobachten lassen, erschöpft und will ich daher von der Beschreibung anderweitiger, zahlreich von mir untersuchter Fälle absehen. Wie wir aus den angeführten Beispielen ersehen konnten, wachsen die Pollenschläuche entweder direct in den Griffelkanal hinein, oder sie dringen zwischen oder in die Zellen der Narbenoberfläche ein, um in das Gewebe des Griffels zu gelangen. Sie zeigen in ihrem Verhalten somit ganz die nämlichen Modificationen, wie sie

für das Eindringen der Hyphen-Enden parasitischer Pilze in ihre Nährwirthe bekannt sind. Das Eindringen der Pollenschlauchspitze zwischen die Zellen der Narbenoberfläche ist am häufigsten zu beobachten, nur in relativ seltenen Fällen konnte das Hineinwachsen in die Zellen beobachtet werden.

III. Befruchtung bei den Coniferen.

Hier liegen jetzt, wie ich meine, die wichtigsten morphologischen Thatsachen klar. Es ist festgestellt, dass der Spermakern, der sich mit dem Eikern copulirt, als solcher aus dem Pollenschlauch in das Ei eindringt. Zu entscheiden bleiben nur einzelne, untergeordnete Fragen. Goroschankin behauptet, dass die beiden Spermakerne, die sich im Pollenschlauch von Pinus Pumilio befinden, in das Ei eindringen. Ich hielt das zunächst nicht für wahrscheinlich, habe mich aber bei Picea vulgaris überzeugt, dass diese Angabe richtig ist. Goroschankin lässt die beiden Spermakerne nach einander mit dem Eikern verschmelzen. Das wäre nun gegen alle Analogie, da sonst immer nur ein Spermakern die Befruchtung vollzieht und ein anderer nur zugelassen wird, falls er völlig gleichzeitig mit dem erst gedachten an den Eikern tritt. Um einen normalen Vorgang handelt es sich dann aber nicht. — Ich habe zahlreiche Fälle der Copulation des Spermakerns mit dem Eikern bei Picea vulgaris zu beobachten Gelegenheit gehabt, doch nur immer einen Spermakern, den erst eingedrungenen, in dieser Copulation gesehen. Der zweite

[1]) Goroschankin, Ueber den Befr.-Process bei Pinus Pumilio. Strassburg 1883.

Spermakern bleibt in der Substanz des Eies liegen und kann dort in manchen Fällen auffallend lange erhalten bleiben. Schliesslich wird er aber aufgelöst.

Der Bau des empfängnissfähigen Eies der Abietineen hat auch zu einigen Controversen geführt. Goroschankin meint, es könnten die kugeligen, mit stark lichtbrechendem Inhalt erfüllten Gebilde, die im Protoplasma des Eies so zahlreich vertreten sind, nicht Vacuolen sein, sie hätten vielmehr grosse Aehnlichkeit mit Zellkernen. Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen lehrten mich in der That, dass diese mit plastischen Stoffen erfüllten Gebilde nicht aus dem Zelllumen hervorgehen. Letzteres giebt den Ursprung zahlreichen Vacuolen, die aber in dem Masse schwinden, als der protoplasmatische Inhalt des Eies zunimmt. Die kugeligen mit metaplasmatischen Stoffen erfüllten Gebilde finden vielmehr ihren Ursprung in den Maschen des das Ei aufbauenden Protoplasma. Diese Maschen sind es, die sich mit plastischen Stoffen füllen, hierbei zum Theil stark anwachsen und sich abrunden. Dieser Ursprung verhindert mich nicht, sie als Vacuolen zu bezeichnen. Zwischen den grössten kugeligen Vacuolen solcher Art und den polygonalen, mit den nämlichen Substanzen erfüllten Maschen des Protoplasma sind oft alle Uebergänge vorhanden. Der Alcohol bringt diese Substanzen zur Gerinnung; es müssen auch ihrer sonstigen Reactionen nach Eiweisskörper sein. In den grösseren Vacuolen ist häufig die Substanzansammlung in dem vorderen, dem Halskanal zugekehrten Theile stärker. Viele Vacuolen enthalten ausserdem nucleolus-artige Klumpen, die übrigens auch in dem metaplasmatischen Inhalt der polygonalen Maschen gefunden werden. Besonders bei Pinus-Arten sieht man den Inhalt grösserer Vacuolen oft in mehrere

kleinere zerfallen, welche dann von einer gemeinsamen Hülle umgeben erscheinen.

Der Kern der Centralzelle des Archegoniums erfährt bekanntlich eine Theilung, mit welcher die Bildung der Kanalzelle verbunden ist. Verfolgt man das Verhalten des Eikerns von diesem Augenblicke an, wie er wächst und langsam nach der Eimitte rückt, so stellt man fest, dass sein eigenartiges Aussehen im fertigen Zustande dadurch bedingt wird, dass auch er sich mit metaplasmatischen Stoffen anfüllt. Er verfällt demselben Schicksal wie die Maschen des Cytoplasma. An eigentlicher Kernsubstanz ist, wie man sich auf entwicklungsgeschichtlichem Wege überzeugen konnte, nur äusserst wenig in diesem Zellkern vorhanden. Bei Weitem die Hauptmasse seines Körpers wird von der im Kernsaft vertheilten metaplasmatischen Substanz gebildet. Diese verdeckt vollständig den Kernfaden und ertheilt so das etwas ungewohnte Aussehen dem Zellkern. Das Metaplasma ist in dem vorderen Theile des Zellkerns angesammelt, ähnlich wie wir dies auch in den grösseren Vacuolen des Cytoplasma fanden. Diese Substanz verdeckt die specifischen Kerntinctionen; denn wir stellen fest, dass die verschiedenen von uns angewandten Farbstoffe sich nicht zuerst, wie dies ja sonst der Fall, im Zellkern sammeln, sie tingiren letzteren vielmehr nicht früher als das ihn umgebende Cytoplasma. Ja häufig kann man die Reaction von aussen nach innen im Ei gleichmässig fortschreiten sehen, bis dass sie schliesslich auch den Zellkern erreicht. Das im Zellkern angehäufte Metaplasma ist hier somit keine andere Substanz als die im Cytoplasma vertretene, und es liegt kein Grund vor, aus der gleichen Tinctionsfähigkeit beider Substanzen auf kernartige Gebilde im Cytoplasma zu schliessen. Die Kernhöhlung ist eben

auch eine mit Kernsaft erfüllte Vacuole, die metaplasmatische Stoffe aufnehmen kann und in diesem Falle thatsächlich in grosser Menge aufnimmt. In dieser Beziehung bietet der vorliegende Fall sogar ein schönes Beispiel für den hohen Concentrations-Grad, den der Kernsaft unter Umständen erlangen kann. Wie in den grössern Vacuolen und Maschen des Zellinhalts hat der Alcohol auch in der Kernhöhle oft noch unregelmässige Substanzklumpen niedergeschlagen, so dass somit nicht alle körnige Bildungen, welche hier die Kernhöhle führt, sich als Kernkörperchen ansehen lassen. Zwar sind im Grunde genommen Kernkörperchen auch nur ausgesonderte, metaplasmatische Bestandtheile des Kernsaftes, doch gehört deren Bildung zu den normalen Vorgängen, die sich im lebenden Zellkern abspielen, während hier der Alcohol erst diese Gerinnungen und Ausscheidungen hervorruft, während in dem lebenden Object ein dickflüssiger Inhalt die Vacuolen des Cytoplasma und das Gerüst des Zellkerns erfüllt. — Der Umstand, dass der Zellkern mit plastischen Stoffen hier angefüllt ist, erklärt zur Genüge die geringe Grösse der aus diesem Zellkern nach der Befruchtung hervorgehenden Kernspindeln. Dieselben liegen in helleren Sphären, welche eben Substanz des Kernsaftes repräsentiren. [1])

Nachdem Goroschankin in seiner russisch publicirten Arbeit das Eindringen der Spermakerne in das Ei bei Abietineen bereits constatirt hatte, kam er nichts desto weniger zu dem Ergebniss, dass bei Cupressineen die Zellkerne des Pollenschlauches aufgelöst werden. [2]) Die Richtig-

---

[1]) Vergl. Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. Taf. VI Fig. 158, 159.

[2]) „Ueber die Corpuscula und den Geschlechtsprocess bei den Gymnospermen" in den „Wissenschaftlichen Schriften der Moskauer Universität" vom Jahre 1880, p. 160.

keit dieser Angaben musste nun wohl schon a priori ganz unwahrscheinlich erscheinen und, wie nicht anders zu erwarten war, dringen denn in der That die Spermakerne auch bei Cupressineen, und sicher auch bei allen andern Gymnospermen, in die Eier ein. Wie wir wissen, theilt sich bei Cupressineen der Zellkern der einen, der Pollenschlauchspitze näheren Primordialzelle zu wiederholten Malen, und seine Nachkommen, die nicht mehr von individualisirter Plasmamasse umgeben sind, vertheilen sich über die Halstheile der hier seitlich sich berührenden Archegonien. Ein Pollenschlauch befruchtet bei Cupressineen zahlreiche Eier, wodurch der von Abietineen abweichende Vorgang der Kernvermehrung im Pollenschlauche sich hier erklärt. Man sieht je einen Kern über jedem Archegonium liegen. Die Zurückführung des Eikerns auf den Zellkern der Centralzelle des Archegoniums ist bei Cupressineen eine äusserst leichte Aufgabe. Sollten jemals noch über die Deutung dieser etwas aparten Eikerne als Zellkerne Zweifel aufkommen, so werden dieselben sich stets durch das Studium der Cupressineen unschwer beseitigen lassen. Zunächst theilt sich auch hier der Zellkern der Centralzelle, um den Kanalzellkern und den Eikern zu bilden. Dann rückt der Eikern langsam gegen die Mitte des Eies hin, vergrössert sich zugleich und füllt sich wie bei Abietineen mit metaplastischen Stoffen. Diese erscheinen hier in den Alcohol-Präparaten grobkörnig und füllen die ganze Kernhöhle aus. An Kernsubstanz ist auch hier nur äusserst wenig im Eikern vertreten.

Ich habe früher schon die eingedrungenen Spermakerne in verschiedenen Abständen vom Archegoniumhalse, auf der Wanderung zum Eikern gesehen; neuerdings fand ich sie auch in dem obersten Ende des Eies, so dass mir jeder

Zweifel darüber, dass sie den Archegoniumhals passiren, genommen werden musste. Der eingedrungene Spermakern copulirt sich, wie ich es schon früher beschrieben habe, [1]) mit dem Eikern. Hier tritt (bei Juniperus, Thuja) sicher nur ein Spermakern in das Ei ein. Die bei der Befruchtung unthätige Primordialzelle, die im Pollenschlauch verbleibt, theilt sich dort meist noch in zwei Primordialzellen, die langsam desorganisirt werden. — Der protoplasmatische Inhalt des Pollenschlauchs enthält vor der Befruchtung nur sehr geringe Mengen von Stärke, um so auffallender musste es mir sein, dass sich so viel Stärke im befruchteten Ei einfindet. Ich glaubte, diese Stärke entstehe im Innern des Eikerns, doch war meine Beobachtung nicht richtig. Dieser Fall musste jetzt um so sorgfältiger geprüft werden, als unsere Ansichten von der Entstehung der Stärke sich inzwischen so wesentlich geändert haben. Die Entstehung von Stärke im Innern eines Zellkerns würde jetzt in der That etwas ganz Auffallendes sein. Es stellte sich denn auch heraus, dass der Keimkern, das heisst der befruchtete Eikern, sich nicht mit Stärke füllt, vielmehr bald nachdem er sich in Bewegung nach dem vom Halse abgekehrten Ende des Eies gesetzt hat, von einer Stärkehülle an seiner Oberfläche umkleidet wird. Beziehungen der Stärkebildner zu Zellkernen sind oft schon beobachtet worden, hier tritt uns das Verhältniss in einer äusserst auffälligen Form entgegen. Der Keimkern wird vollständig von einer aus fast gleichgrossen Stärkekörnern gebildeten Schicht, die zunächst ziemlich scharf nach aussen begrenzt erscheint, bedeckt. Die Kernwandung selbst liegt aber innerhalb dieser Stärkeschicht und die im Innern

---

[1]) Angiosp. und Gymnosp. p. 144.

des Keimkerns befindlichen Körner sind, wie zuvor, Eiweisskörper geblieben. Während der Keimkern nach dem vom Halstheil abgekehrten Ende des Eies wandert, oder nachdem er dasselbe bereits erreicht hat, löst sich die Stärkeschicht von ihm ab und zerstreut unregelmässig im angrenzenden Eiplasma. Alsbald geht der Keimkern in Theilung ein und da fällt wiederum auf, wie gering die Menge der Kernsubstanz in demselben ist, wie ausserordentlich klein die Kernspindel im Verhältniss zu der Grösse des ganzen Keimkerns ausfällt. [1]) Hin und wieder kommt es vor, dass sich der Keimkern im Innern des Eies theilt, ohne dessen unteres Ende zuvor erreicht zu haben. Dann sind seine Tochterkerne, respective die weiteren Nachkommen derselben, frei im Eiplasma zerstreut. Die Stärkehüllen um solche Kerne sind besonders leicht zu sehen und ihr Verhältniss zu diesen Kernen ohne Weiteres richtig zu deuten. [2])

---

[1]) Die Angiospermen und die Gymnospermen, Taf. XVII Fig. 13. An verschiedenen Figuren dieser und der vorhergehenden Tafel ist bereits das richtige Verhältniss der Stärkeschicht zu dem Keimkern zu erkennen.

[2]) Vergl. die ganz richtige Figur 18 Taf. XVII in Angiosp. und Gymnosp.

IV. Die Befruchtung bei den Angiospermen.

Gerade in den entscheidenden Punkten stösst die Untersuchung hier auf bedeutende Schwierigkeiten, die weit grösser als bei den Gymnospermen sind. Nach mannigfaltigen Versuchen sah ich mich daher wieder auf diejenigen Pflanzen verwiesen, die vermöge der Durchsichtigkeit ihrer Samenknospen eine Häufung der Beobachtungen zulassen. Die besten Dienste leisteten die Orchideen, dann Monotropa, dann für einige Fragen Gloxinien und Torenia, endlich aber auch Lilium-Arten. Letztere Pflanzen wurden mit einiger Aussicht auf Erfolg und, wie es sich auch wirklich zeigte, nicht ohne einen solchen, in den Kreis meiner Beobachtung gezogen, weil die regelmässige, zur Längsaxe des Fruchtknotens rechtwinklige Orientirung der Samenknospen es gestattet, auf Querschnitten durch den Fruchtknoten zahlreiche mediane Längsschnitte der Samenknospen zu erhalten.

Die durchsichtigen Samenknospen untersuchte ich zum Theil frisch, zum Theil unmittelbar nach Behandlung mit 1 bis 2% Essigsäure, oder mit 1% Ueberosmiumsäure, oder mit Jodjodkalium-haltigem Wasser. Ausserdem wurden genannte Samenknospen zum Theil in Alcohol, zum Theil in 1% Chrom-Essigsäure (0,7 Chromsäure, 0,3 Essigsäure)

fixirt und hierauf nach bekannten Methoden [1]) mit Safranin oder mit Haematoxylin tingirt. Die tingirten Präparate hatten bei Safranin-Tinction absoluten Alcohol, bei Hämatoxylin-Tinction schwächeren, schliesslich absoluten Alcohol zu passiren, um in Origanum-Oel und zuletzt in Canada-Balsam (in Chloroform gelöst) zu gelangen. Die Chrom-Essigsäure-Präparate werden durch zweitägiges Liegen in wiederholt gewechseltem Wasser tinctionsfähig gemacht. Zum Theil untersuchte ich so ausgewaschne Präparate, ohne sie zuvor zu färben, in Chloralhydrat, dem eine Spur Jodjodkalium zugesetzt war. — Um die Einwirkung der fixirenden Reagentien zu beschleunigen, wurden die Placenten aus dem Fruchtknoten befreit und stückweise in das betreffende Reagens eingetragen. Die Tinction nahm ich an grösseren Stücken oder an zarten Querschnitten vor. Für die Untersuchung dienten dann entweder die zuvor schon ausgeführten Querschnitte oder isolirte, mit den Nadeln von der Placenta befreite Samenknospen. Die Fruchtknoten von Lilium fixirte ich nur mit Alcohol, nachdem ich sie zuvor in mehrere quere Scheiben zerlegt hatte. Die Tinction wurde hier durch Einlegen zarter Querschnitte in mit Jodgrün versetztes Glycerin erzielt.

Die folgende Darstellung fusst auf den mit Hilfe aller der genannten Methoden gewonnenen Resultaten.

Ich habe vorhin schon den Nachweis zu führen gesucht, dass die beiden generativen Zellkerne stets, der vegetative Zellkern häufig, in der Pollenschlauchspitze erhalten bleiben, und dass man dieselben bis zu dem Augenblicke nachweisen kann, wo die Pollenschlauchspitze die Mikropyle der Samenknospe erreicht. In früheren Arbeiten

[1]) Vergl. Strasburger, Bot. Practicum p. 328, 602.

wurde andererseits von mir schon gezeigt,[1]) dass auch bei Angiospermen während der Befruchtung ein Spermakern im Ei auftritt und mit dem Eikern copulirt. — Es fehlte somit schliesslich nur noch der Nachweis eines Verbindungsgliedes, des Eindringens nämlich des befruchtenden Zellkerns aus dem Pollenschlauche in das Ei.

Die Orchideen, die ich für die Untersuchung auswählte, waren Orchis Morio, mascula, pallens, latifolia, fusca und pyramidalis, dann Himantoglossum hircinum und Gymnadenia conopsea. Dieselben verhielten sich im Wesentlichen gleich, so dass sie im Folgenden kurz in der Bezeichnung Orchideen zusammengefasst werden sollen. Bei allen diesen Orchideen wachsen die Pollenschläuche in sechs Strängen innerhalb des Fruchtknotens abwärts: je ein Strang zu jeder Seite einer Placenta. Sie folgen hier der Oberfläche des leitenden Gewebes und lassen sich von demselben, so lange die Samenknospen noch nicht empfängnissreif sind, sehr leicht abheben. Man kann dann feststellen, dass in jeder Höhe des fadenförmigen, weissen Stranges, Pollenschlauchspitzen vertreten sind. — Wie bekannt, reifen die Samenknospen erst, nachdem die Pollenschläuche die Fruchtknotenhöhle erreicht haben; mit dem Augenblicke, wo die Samenknospen empfängnissreif geworden, ist ein Ablösen der Pollenschlauchstränge von den Placenten nicht mehr möglich. Denn es kehren alsdann die bisher in gerader Richtung dem Grunde des Fruchtknotens zuwachsenden Pollenschläuche ihre Spitze den Samenknospen zu und wachsen zwischen dieselben, der Oberfläche der Placenten folgend, hinein. Es wird somit augenscheinlich ein chemischer Reiz von den reifen Samenknospen auf die Pollenschlauchspitzen ausgeübt, der die

[1]) Zuerst in Befruchtung und Zelltheilung, 1877.

Richtung ihres Wachsthums bestimmt. Dieser Reiz dürfte nicht wesentlich anderer Art als derjenige sein, der neuerdings von Pfeffer [1]) als die Bewegungsrichtung der Spermatozoiden bestimmend nachgewiesen wurde.

Die empfängnissreife Samenknospe zeigt, wie hinlänglich bekannt, im Eiapparat die beiden, den Scheitel des Embryosacks einnehmenden Synergiden und das etwas tiefer inserirte Ei (Taf. II Fig. 60 a u. b). Die Synergiden (s) führen in ihrem unteren, weiteren Theile eine Vacuole, im oberen, in Cytoplasma eingebettet, den Zellkern (sn). Im Ei (o) nimmt das Zelllumen die der Mikropyle zugekehrte Basis, der Zellkern (on) und das angesammelte Cytoplasma den von der Mikropyle abgekehrten Scheitel ein. Die Gegenfüsslerinnen (a) sind meist schwer zu unterscheiden, sie treten am besten bei Orchis pyramidalis (Fig. 60) hervor. Der secundäre, aus der Verschmelzung zweier Zellkerne hervorgegangene Embryosackkern (nm), ist oft noch mit zwei Kernkörperchen versehen; er hält sich meist in der Nähe des Eies. Manchmal liegen auch noch in der empfängnissfähigen Samenknospe zwei secundäre Embryosackkerne neben einander: dann ist eben die Verschmelzung noch nicht vollzogen (Fig. 61). Das Alles ist an frischen Objecten zu beobachten, doch erst gut zu sehen, wenn durch sanften Druck auf das Deckglas die Luft verdrängt wurde, welche sich zwischen den beiden Integumenten befand. An frischen sowohl als an fixirten Präparaten kann man in der empfängnissreifen Samenknospe oft eine longitudinale Streifung des der Mikropyle zugekehrten Inhalts der Synergiden erkennen (Fig. 61). Zugleich lässt sich auch die Ausbildung eines „Fadenapparats“ nachweisen

[1]) Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize, Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. I Heft 3. 1884.

(Fig. 60, 61), der als kleine, lichtbrechende Kappe den Scheitel jeder Synergide ausfüllt. Die zarte Embryosackwandung ist über diesen Synergidenkappen, wie die Fadenapparate weiterhin heissen mögen, resorbirt worden. — Es lässt sich kaum bezweifeln, dass es die, das mikropylare Ende des Embryosacks ganz ausfüllenden Synergiden sind, welche die Substanz ausscheiden, die Einfluss auf die Wachsthumsrichtung der Pollenschläuche übt. Die Aenderung in der Wachsthumsrichtung dieser Pollenschläuche fällt thatsächlich mit dem Augenblick zusammen, in welchem die Streifung in den Synergidenkörpern auftritt. Diese Streifung deutet wohl die Bahnen an, welche die auszuscheidende Substanz innerhalb des Synergidenkörpers einschlägt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die im unteren Körpertheile der Synergide befindliche Vacuole die auszuscheidende Substanz enthält. Die Synergidenkappen, die aus gequollener Substanz bestehen und hier nur schwach entwickelt sind, dürften dem Durchtritt des Secrets nicht viel Widerstand entgegensetzen; wo die Synergidenkappen sehr kräftig sind, wie etwa bei manchen Irideen und bei Santalum, bleiben mit Cytoplasma gefüllte Kanäle in der Substanz derselben ausgespart. Diese Kanäle sind es, die den Synergidenkappen den Namen „Fadenapparat" verschafften.

Wie an dem frisch untersuchten Material am besten zu sehen ist, wächst der Pollenschlauch von der Placenta aus, dem Funiculus entlang (Fig. 64, 65) und dringt in die enge Mikropyle ein (Fig. 66). Er ist im Innern derselben unschwer zu verfolgen und an seinem körnigen Inhalte kenntlich. Besonders deutlich tritt er bei Orchis pallens durch seine gelbliche Färbung vor. Der Pollenschlauch gelangt bis an die Synergidenkappen (Fig. 66, 72), dringt

aber tiefer nicht vor, vielmehr tritt jetzt durch die Membran der Pollenschlauchspitze Protoplasma hindurch und gelangt zwischen den beiden Synergidenkappen abwärts bis zum Ei. — Wie die künstlichen Culturen der Pollenschläuche zeigen, ist die Membran an der Pollenschlauchspitze so weich, dass sie dem Durchtritt des Protoplasma kaum ein Hinderniss entgegensetzen kann. Sehen wir doch in den künstlichen Culturen bei jeder geringsten Störung der Entwicklung die Pollenschläuche sich an ihrer Spitze durch die Membran hindurch entleeren, und zwar meist ohne dass auch hier in dieser eine sichtbare Oeffnung zurückbleibe. — Der Uebertritt vom Pollenschlauch-Plasma zwischen die Synergiden muss äusserst rasch vollzogen werden. Ein Zusammenhang zwischen dem eingedrungenen Plasma und der Pollenschlauchspitze bleibt nicht erhalten, vielmehr erscheinen beide durch die Synergidenkappen getrennt (Fig. 67). — Ich nahm früher an, das eindringende Pollenschlauch-Plasma werde von einer oder von beiden Synergiden aufgenommen, weil letztere nach Antritt des Pollenschlauchs fast eben so stark lichtbrechenden Inhalt wie dieser zeigen. Das ist aber nicht der Fall. Der Pollenschlauch-Inhalt bleibt von den Synergiden getrennt. Im Augenblick, wo der Pollenschlauch an den Embryosack-Scheitel herantritt, desorganisirt sich eine (Fig. 66) oder beide (Fig. 68) Synergiden, wobei ihr Körper sich zusammenzieht und stark lichtbrechend wird. Die Synergiden haben mit dem Antritt des Pollenschlauchs die eine ihrer Functionen vollendet, jetzt bahnen sie, sich desorganisirend, dem vordringenden Pollenschlauch-Plasma den Weg zum Ei. Da aber das Pollenschlauch-Plasma und der desorganisirte Synergidenkörper gleiche Färbung und wenig verschiedene Lichtbrechung zeigen, so ist es nur in den

günstigsten Fällen möglich, die Grenzen beider gegen einander zu ziehen.

Die Zellkerne sind an den frischen Präparaten im Pollenschlauch nicht zu unterscheiden, doch unter den eben befruchteten Samenknospen wohl stets solche zu entdecken, in welchen man zwei in Copulation begriffene Zellkerne im Ei sehen kann. Der Spermakern wird eben erst dann ohne Reagentienhilfe sichtbar, wenn er aus der stark lichtbrechenden Substanz des Pollenschlauchs herausgetreten ist. In den beiden sich copulirenden Zellkernen fallen vornehmlich die Kernkörperchen, fast immer nur eins in jedem Zellkern, auf. Auch findet man Keimkerne, die nach vollzogener Copulation noch zwei Kernkörperchen führen. Während der nun beginnenden Keimentwicklung wird die stark lichtbrechende Substanz der desorganisirten Synergiden und des eingetretenen Pollenschlauch-Plasma allmählich von der Keimanlage resorbirt.

Man findet stets neben eben befruchteten auch unbefruchtete Samenknospen in demselben Präparat vor. Die Samenknospen werden eben nicht alle gleichzeitig von den Pollenschläuchen erreicht. Dass schliesslich, bei hinreichender Anzahl von Pollenschläuchen, jede Samenknospe einen solchen erhält, lässt sich durch Annahme einer die Wachsthumsrichtung der Pollenschläuche bestimmenden Ausscheidung aus den Samenknospen leicht erklären. Aus denjenigen Samenknospen, in welche bereits die Pollenschläuche eingedrungen sind, hört eben diese Ausscheidung auf, während sie noch aus den unbefriedigten Samenknospen fortdauert. Auf letztere werden daher die noch disponiblen Pollenschläuche hingeleitet werden. Fehlt es an Pollenschläuchen, so bleibt eine Anzahl von Samenknospen unbefruchtet und verfällt schliesslich der Desorganisation. Da in solchen

Samenknospen die Synergiden äusserst lange unverändert sich halten, so ist dieses ein weiterer Beweis dafür, dass ihre bei Antritt des Pollenschlauchs erfolgende Desorganisation wirklich als eine Folge dieses Antritts zu betrachten ist.

An den fixirten und tingirten Präparaten gelang es mir wiederholt, die Pollenschlauchkerne innerhalb der Mikropyle anzutreffen. Diese Fälle bieten sich nicht eben oft, da der Augenblick richtig getroffen und zugleich die Fixirung und Tingirung des Objects möglichst günstig ausgefallen sein muss, Bedingungen, die nur selten zusammentreffen. Frische, direct mit verdünnter Jodjodkalium-Lösung behandelte Samenknospen geben hier oft auch recht brauchbare Bilder. Bei den in Chrom-Essigsäure fixirten, durch mehrtägiges Liegen in Wasser macerirten Objecten gelingt es andererseits hin und wieder durch gelinden Druck auf das Deckglas, die Samenknospe so zu zerquetschen, dass die Mikropyle sich öffnet und den in ihrem Innern befindlichen Pollenschlauch befreit (Taf. II Fig. 72). Zarte Querschnitte durch in Alcohol gehärtetes Material führen auch wohl einzelne Samenknospen im Längsschnitt halbirt zur Ansicht vor.

Die beiden generativen Zellkerne passiren, sich etwas in die Länge streckend, die Mikropyle (Fig. 66). Schwieriger mag dieser Durchgang ihnen nicht werden, als wie bei manchen andern Pflanzen derjenige zwischen zwei Epidermiszellen der Narbe, wenn der Pollenschlauch sich dort in eine Mittellamelle einzuzwängen hat. — Der mit Inhalt zunächst noch angefüllte, ausserhalb der Mikropyle befindliche Theil des Pollenschlauchs ist alsbald ohne Zellkerne. Ob der vegetative Zellkern unverändert durch die Mikropyle geht, weiss ich nicht bestimmt anzugeben, da ich

wohl die generativen Zellkerne im Innern derselben (Fig. 66), nicht aber den vegetativen gesehen habe. Sicher ist es aber ausgeschlossen, dass es der vegetative, im Pollenschlauche vorausgehende Zellkern sei, der sich mit dem Eikern copulirt. Wir wissen ja bereits, dass bei so vielen andern Pflanzen, vornehmlich Dicotylen, der vegetative Zellkern frühzeitig schwindet, so dass die generativen allein für den Befruchtungsprocess übrig bleiben. Bei der sonstigen Uebereinstimmung aller Vorgänge ist nicht anzunehmen, dass dem vegetativen Zellkern bei Orchideen eine Rolle zufallen sollte, die er in andern Fällen nicht haben kann. Wir stellen ausserdem fest, dass der in Copulation mit dem Eikern anzutreffende Spermakern ein kleines Kernkörperchen, das in der Grösse mit demjenigen eines generativen Zellkerns übereinstimmt, aufzuweisen hat. Auch zeigt der sich copulirende Spermakern dieselbe Tinctionsfähigkeit wie die generativen Zellkerne, eine Tinctionsfähigkeit, die von derjenigen des vegetativen Zellkerns abweicht.

Die beiden generativen Zellkerne des Pollenschlauchs muss ich aber, dem Befruchtungsvorgang gegenüber, für gleichwerthig halten, und dürfte derjenige zur Verwendung kommen, der eben vorangeht. Für die Gleichwerthigkeit der beiden vegetativen Zellkerne habe ich bereits früher entwicklungsgeschichtliche Daten angeführt; es kommt hinzu, dass ausnahmsweise beide mit dem Eikern copuliren können. Letzterer Fall dürfte alsdann eintreten, wenn beide generativen Zellkerne völlig gleichzeitig an den Eikern herantreten. Solche Copulation zweier Spermakerne mit dem Eikern hatte ich früher schon bei Monotropa Hypopitis [1]) beobachtet und abgebildet, jetzt trat mir dieser

---

[1]) Befr. u. Zellth. Taf. IV Fig. 130.

Fall wiederholt auch bei den Orchideen entgegen. Dabei darf aber für die Deutung nur die Zahl der die Zellkerne wirklich trennenden Grenzlinien massgebend sein und nicht etwa die Zahl der Kernkörperchen; denn es kommt vor, wie wir das schon früher constatiren konnten, dass die generativen Zellkerne je zwei Kernkörperchen besitzen (Taf. II Fig. 63 b). Die fixirten Präparate sind, soweit sie den Alcohol passirten, von Fett befreit, auf welchem, wie es sich nunmehr zeigt, die starke Lichtbrechung des Inhalts des an die Samenknospen herantretenden Pollenschlauchs und der sich desorganisirenden Synergiden beruhte. Dadurch wird es überhaupt an den genannten Präparaten schwer den Pollenschlauch zu verfolgen und die Grenzen des eingedrungenen Pollenschlauch-Inhalts gegen die desorganisirten Synergiden zu ziehen. — Die fixirten Zellkerne treten aber nach Entfernung des Fettes nur um so schärfer hervor. Es war möglich den zur Vollziehung seiner Function gelangenden Spermakern in verschiedenen Entfernungen von dem Eikern anzutreffen (Fig. 67,[1]) 68), so dass man sich ein Bild von seiner Wanderung aus dem eingedrungenen Pollenschlauch-Plasma bis zum Eikern entwerfen konnte. Diese Wanderung dürfte unter dem Einfluss des Ei-Plasma geschehen, welches den ihm durch das Pollenschlauch-Plasma zugeführten Spermakern übernimmt und dem Eikern zuführt. Dem Pollenschlauch-Plasma würde hierbei dieselbe Rolle zufallen wie den locomotorischen Organen an den Spermatozoiden. Dass gleichzeitig auch Pollenschlauch-Plasma Aufnahme in das Ei-Plasma gefunden hätte, dafür fehlen alle Anhaltepunkte. — Der zweite,

---

[1]) In dieser Figur links im Ei der Eikern, rechts der Spermakern höher die beiden Synergidenkerne, davon einer desorganisirt.

generative Zellkern verbleibt, wie in manchen Fällen sicher zu constatiren ist (Taf. II Fig. 70 [1])), in dem zwischen die Synergiden eingedrungenen Pollenschlauch-Plasma, in welchem er aber rasch aufgelöst wird. Auf eine solche rasche Auflösung ist aus dem Umstande zu schliessen, dass die fixirten Bilder in den Plasmamassen über dem befruchteten Ei meist nur zwei (Fig. 72) von den Synergidenkernen abzuleitende Kernreste zeigen; seltener ist dort noch ein dritter Kernrest zu sehen. Ein weiterer, auf den vegetativen Zellkern zurückführbarer Kernrest ist nicht aufzufinden, wodurch die Annahme einer Auflösung des vegetativen Zellkerns, vor oder gleich nach Erreichung des Embryosacks durch denselben, noch an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Die Substanz des vegetativen und des zur Befruchtung nicht verwandten, generativen Zellkerns mag zur Ernährung des Keimkerns im befruchteten Ei dienen, ähnlich etwa wie das auch der Fall ist für die Körper der über die Einzahl in das Archegonium eines Farnkrautes eingedrungenen Spermatozoiden, welche auf dem Ei liegen bleiben um dort alsbald aufgelöst zu werden. — Aus dem Umstande dass der vegetative Zellkern oft bis zuletzt erhalten bleibt und mindestens bis zum Augenblick beginnender Theilung des generativen Zellkerns nachzuweisen ist, geht andererseits hervor, dass derselbe für die Lebensvorgänge, die sich innerhalb des Pollenschlauchs abspielen zunächst nothwendig ist und oft nothwendig bleibt. — Warum, bei anscheinend völlig gleichem Werthe der beiden generativen Zellkerne, eine Theilung des ursprünglichen e i n e n generativen Zell-

[1]) In dieser Figur ist der eine generative Zellkern in Copulation mit dem Eikern begriffen; der andere generative Zellkern ist noch erhalten und liegt höher; ausserdem sind ein unversehrter und ein desorganisirter Synergidenkern zu sehen.

kerns stattgefunden hat, ist schwerer zu erklären. Auf eine Versorgung mehrerer Pollenschlauchzweige kann es hierbei nicht ankommen, denn wenn sich auch ganz ausnahmsweise ein Pollenschlauch verzweigen kann, so ist mir doch kein Fall bei Angiospermen bekannt, wo dessen Zweige in verschiedene Samenknospen eingedrungen wären. Auf eine durch die Theilung erzielte Grössenabnahme der Zellkerne kann es hier auch nicht ankommen, da in vielen Fällen die Tochterkerne des ersten generativen Zellkerns nachweisbar bis zu dessen voller Grösse wieder anwachsen. Wohl aber könnte es bei dieser Theilung des generativen Zellkerns in zwei, respective selbst in vier Tochterkerne, auf eine entsprechende Verminderung der activen Kernsubstanz ankommen, wie wir das später noch erörtern wollen.

Alle Stadien der Copulation des Spermakerns mit dem Keimkern sind leicht an den fixirten Präparaten zu finden (Fig. 69, 70, 71, 72, 73, 78). Die beiden Kerne legen sich an einander, verschmelzen alsbald, sind aber noch durch eine Trennungsschicht aus Protoplasma, welche der verschmolzenen Kernwandung beider entspricht, geschieden (Fig. 71); dann schwindet diese (Fig. 72) und man findet zwei, meist fast gleich grosse Kernkörperchen in demselben Kern. Auch diese Kernkörperchen copuliren (Fig. 73) und sind schliesslich zu einem einzigen, grösseren verschmolzen. Das Ei hat sich inzwischen mit einer dünnen Cellulosehaut umgeben. Der Keimkern beginnt alsbald in die Theilungsstadien einzutreten (Fig. 73, 74, 75, 76). — Der secundäre Embryosackkern wird durch die sich vergrössernde Keimanlage verdrängt und erscheint dann als stark lichtbrechende Kappe am Scheitel derselben (Fig. 77). Häufig zeigt sich dieser Embryosackkern, gleich nach vollzogener

Befruchtung, aus einer grösseren Anzahl von Theilstücken zusammengesetzt (Fig. 74), was daher rührt, dass unter Umständen, die Kerne der Gegenfüsslerinnen auf ihn zuwandern und mit ihm verschmelzen können.

Die Längsschnitte durch die Samenknospen von Lilium-Arten geben, mit den eben bei Orchideen geschilderten, völlig übereinstimmende Bilder. Die besten Resultate erhielt ich mit Lilium pyrenaicum, dessen Blüthen zwei und drei Tage nach der Bestäubung in Alcohol eingelegt wurden. Bei vielen anderen Lilium-Arten, so auch bei Lilium candidum, versagte der Befruchtungsvorgang überhaupt. Ich constatirte bei Lilium pyrenaicum die Existenz der drei Zellkerne in der an die Mikropyle herantretenden Pollenschlauchspitze und das Vorhandensein des mit dem Eikern copulirenden Spermakerns im Ei. In der Mikropyle selbst gelang es mir hier nicht, die Zellkerne zu sehen, wohl aber beim Eintritt in dieselbe. Die tingirten Kernreste in dem eingedrungenen Pollenschlauch-Plasma zeugten andererseits dafür, dass hier ebenfalls ausser dem ersten auch der zweite generative Zellkern in den Embryosack gelangt. Die beiden sich copulirenden Zellkerne haben bei Lilium oft mehrere Kernkörperchen aufzuweisen. Der Pollenschlauch selbst lässt sich unschwer auf seinem Wege durch die vom inneren Integument gebildete Mikropyle und durch die einfache Nucellarschicht verfolgen. Da die Nucellarschicht geschlossen bleibt, so muss die von den Synergiden ausgeschiedene Substanz sich den Weg zwischen den Zellen des Nucellus bahnen. Sie schlägt jedenfalls denselben Weg ein, der hierauf von dem Pollenschlauche gewählt wird. Sobald die Befruchtung vollzogen ist, theilt sich der grosse, durch seine zahlreichen kleinen Kernkörperchen ausgezeichnete, secundäre Embryosackkern. Man findet ihn ge-

legentlich in den meisten Samenknospen eines Fruchtknotens in Theilung.

Andere Liliaceen, so die Repräsentanten der Gattung Ornithogalum, sind zwar nicht zum Studium des eigentlichen Befruchtungsvorgangs geeignet, wohl aber lassen dieselben mit in schönster Weise die Möglichkeit zu, die Pollenschläuche bis in die Mikropyle der Samenknospen zu verfolgen. Wir benutzen zu diesem Zwecke Alcoholmaterial, das zuvor in gleichen Theilen Alcohol und Glycerin gelegen hat. Die medianen Längsschnitte sind durch Fruchtknoten zu führen, die am dritten Tage etwa nach der Bestäubung eingelegt wurden. Mit Hilfe der Nadeln ziehen wir die Seitenwände des Griffels und der Fruchtknotenhöhle aus einander und können nun leicht die Pollenschläuche von den leeren Häuten der Pollenkörner an, bis zu den Samenknospen hinab, befreien. Da sich die Zellkerne hier sehr leicht mit Jodgrün-Essigsäure nachweisen lassen, so können wir die Existenz derselben in den Pollenschlauch-Enden, bis zum Augenblicke wo diese in die Samenknospen eindringen, feststellen. Die Zellkerne haben sich zuletzt nicht unbedeutend gestreckt, manchmal sind deren vier vorhanden. Sobald die Pollenschlauchspitze in der Mikropyle steckt, ist in ihrem, ausserhalb der Mikropyle befindlichen, zunächst dort noch reichlich vertretenen Inhalte nichts mehr von Zellkernen zu entdecken. Ist die Narbe mit viel Pollen bestäubt worden, so finden wir, dass eine grössere Anzahl, oft ein ganzes Bündel von Pollenschläuchen einer Mikropyle anhängt. Es sind dann thatsächlich auch mehrere Pollenschläuche in die Mikropyle eingedrungen, während noch andere nur äusserlich derselben anhaften. Es war mir früher schon aufgefallen, dass bei Ornithogalum eine der beiden Synergiden oft sehr lange

erhalten bleibt,[1]) und so kann ich jetzt annehmen, dass diese Synergide fortfährt die Substanz auszuscheiden, welche die Wachsthumsrichtung der Pollenschläuche bestimmt und daher das Eindringen auch später anlangender Pollenschläuche noch veranlasst. Der Nutzen für die Samenknospe mag aber in der Zufuhr des Pollenschlauch-Inhalts liegen, der zur Ernährung derselben, respective der Embryonalanlage dient. Thatsächlich findet man alle diese in die Samenknospe eingedrungenen und auch an dieselbe angelehnten Pollenschläuche später vom Inhalt entleert.

Längsschnitte durch die Samenknospen von Iris sibirica sind, wie bei Lilium, auf Querschnitten durch den Fruchtknoten leicht zu bekommen. Ich fand auch hier die beiden sich copulirenden Zellkerne im Ei vor. Dieselben zeichnen sich durch relativ geringe Grösse aus. Im Pollenschlauch wird bei Anwendung von Jodgrün die Tinction der Zellkerne durch die gleichzeitig erfolgende Tinction des übrigen Pollenschlauch-Inhalts verdeckt.

Die dicotylen Pflanzen bieten der Untersuchung noch grössere Schwierigkeiten dar als die monocotylen. Entweder sind deren Samenknospen undurchsichtig, oder die Zellkerne in den Pollenschläuchen sind schwer nachzuweisen; beides, durchsichtige Samenknospen und leicht nachweisbare Zellkerne, fand ich in keinem der mir bis jetzt bekannt gewordenen Fälle vor. — Ich begnügte mich daher bei Dicotylen damit, die Existenz der Zellkerne in dem Pollenschlauche bis zum Augenblicke seines Eindringens in die Mikropyle nachzuweisen, andererseits den befruchtenden Spermakern im Ei wiederzufinden und dessen, mit demjenigen eines generativen Zellkernes des Pollenschlauches übereinstimmenden Bau, zu constatiren.

[1]) Befr. und Zellth. p. 61.

Bei Monotropa Hypopitys kann man, in Blüthen, deren Staubblätter sich zu bräunen beginnen, an frei gelegten Samenknospen, leicht den eingedrungenen Pollenschlauch sehen. Derselbe lässt sich innerhalb der Mikropyle verfolgen, wo er an seinem gelblichen, feinkörnigen Inhalt kenntlich ist. Der Eiapparat zeigt den nämlichen Bau wie bei Orchideen (Taf. II Fig. 84); die Synergiden sind an ihrer Spitze mit kleinen, oft deutlich gestreiften Kappen versehen. Die drei Gegenfüsslerinnen im Grunde des Embryosacks lassen sich leicht beobachten. Der secundäre Embryosackkern hält sich in annähernd halber Länge des Embryosacks auf. Auch hier kann man an frischen Objecten feststellen, dass die eine oder die beiden Synergiden sich erst dann desorganisiren, wenn die Pollenschlauchspitze den Embryosack-Scheitel erreicht. Der Pollenschlauch-Inhalt tritt auch hier zwischen die beiden Synergidenkappen ein und dringt bis zum Ei vor. Er ist etwas schwächer lichtbrechend als der desorganisirte Synergiden-Inhalt und lässt sich oft deutlich von demselben abgrenzen. — Die Anwendung der früher erörterten Carmintinction führt uns in den bis an die Samenknospen vorgedrungenen Pollenschlauchspitzen die beiden, generativen Zellkerne vor (Taf. II Fig. 83). Die Theilung des generativen Zellkerns erfolgt hier so spät, dass man dieselben hin und wieder zwischen den Samenknospen vor sich gehen sieht. Der vegetative Zellkern ist bis zu Beginn der Theilung des generativen als dunkler tingirbare Stelle im Pollenschlauch-Plasma zu unterscheiden. Diese dunkler tingirbare Stelle schwindet erst, während der generative Zellkern in Theilung eintritt. Die vegetativen Kerne haben nur geringe Grösse, welche im Augenblicke, wo die Mikropyle erreicht wird, noch eine weitere Reduction erfährt. Dies zeigt uns z. B. der Schlauch Fig. 83, der sich

mit seiner Spitze bereits dem Aussenrande einer Mikropyle angeschmiegt hatte. Die beiden generativen Zellkerne erscheinen gleichmässig feinkörnig, ohne Kernkörperchen.

Die Vorgänge innerhalb der Samenknospe lassen sich nicht mit Hilfe der Carmintinction verfolgen, wohl aber durch Anwendung der anderen, früher besprochenen Färbungen. Sobald das Pollenschlauch-Plasma zwischen die Synergiden eingedrungen ist, findet man den Spermakern im Ei wieder (Taf. II Fig. 85, 86, 87). Er steht an Grösse dem Eikern wesentlich nach, ist ohne Kernkörperchen, von ellipsoidischer Gestalt, stimmt in einem Worte durchaus mit den generativen Zellkernen des Pollenschlauches überein. Der zweite generative Zellkern, der nicht zur Verwendung kommt, dürfte sehr rasch aufgelöst werden, da ich ihn nicht mit Bestimmtheit innerhalb des Eiapparats nachweisen konnte. Der Spermakern folgt dem cytoplasmatischen Wandbelege des Eies und tritt so von der Seite an den Eikern heran (Fig. 85). Letzterer hat ein relativ grosses Kernkörperchen aufzuweisen. Der Spermakern legt sich dem Eikern an und copulirtch sich mit demselben (Fig. 88, 89). Während dieses Vorgangs nimmt er wesentlich an Grösse zu, an Dichte ab, und es bildet sich ein Kernkörperchen in seinem Innern aus. Dieses Kernkörperchen steht demjenigen des Eikerns an Grösse nicht unwesentlich nach. So hat, nach vollzogener Copulation, der Keimkern ein grösseres und ein kleineres Kernkörperchen aufzuweisen (Fig. 89). Beide Kernkörperchen können lange getrennt bleiben; meist verschmelzen sie alsbald mit einander. Im frischen Zustande, oder bei unzureichender Tinction wird der Spermakern erst kenntlich, wenn er sein Kernkörperchen auszubilden beginnt; dies hatte mich früher zu der Annahme geführt, der Spermakern werde aus eingetretener

Kernsubstanz im Ei regenerirt.[1]) Im Uebrigen stimmten meine damaligen Angaben mit den jetzigen überein. Die Spermakerne sind hier zu klein, um innerhalb der Mikropyle nachgewiesen werden zu können. — Nach erfolgter Copulation der beiden Zellkerne tritt der secundäre Eikern in Theilung ein und liegt in allen Theilungsstadien fixirt in den Präparaten vor (Fig. 89).

Bei Torenia asiatica[2]) wächst bekanntlich der Embryosack zu der Mikropyle der Samenknospe frei hervor und trägt den Eiapparat zur Schau. Torenia müsste somit ein vorzügliches Beobachtungs-Object für die Befruchtungsvorgänge abgeben, wenn nicht die Zellkerne im Pollenschlauch so äusserst klein und schwer nachweisbar wären und wenn nicht körnige Inhaltsmassen die Vorgänge im Eischeitel verdecken möchten. Für manche Feststellungen bleibt trotzdem Torenia sehr werthvoll. Nichts ist leichter als zu constatiren, dass hier die Membran am Scheitel des Embryosacks von den Synergiden durchbrochen wird und dass die Synergidenkappen vom Cytoplasma der Synergiden gebildet werden und zu den letzteren somit zu rechnen sind.[3]) Die Embryosackwandung über den Kappen wird während der Entstehung dieser Kappen aufgelöst und betheiligt sich in keiner Weise an ihrer Bildung. Somit lassen sich die Synergidenkappen und auch ihre, bei Gladiolus, Crocus u. a. m., nach dem Synergidenkörper zu streifig auslaufenden, von Cytoplasma durchsetzten Theile nicht, wie es Skrobischewsky neuerdings will,[4]) als „selb-

[1]) Befr. und Zellth. p. 56.

[2]) Vergl. die Abbildungen in Befr. und Zellth. Taf. VIII und Botanisches Practicum, Fig. 169 p. 529.

[3]) Vergl. die entwicklungsgeschichtlichen Angaben in Befr. und Zellth. p. 45 und die Figuren 2 bis 9 auf Taf. VIII, ebendaselbst.

[4]) Vergl. Bot. Centralbl. Bd. XVIII p. 156.

ständige Bildungen" auffassen. Sie stellen einen integrirenden Bestandtheil der Synergiden vor und ihre behauptete Unabhängigkeit vom Synergidenkörper wird durchaus nicht dadurch erwiesen, dass man sie in manchen Fällen durch Druck von dem letzteren lostrennen kann. — Weiter ist an Torenia sehr leicht und sicher zu constatiren, dass der Pollenschlauch zwischen den Synergidenkappen in den Eiapparat eindringt. Es geschieht das ziemlich genau 36 Stunden nach erfolgter Bestäubung. Der Inhalt des Pollenschlauchs bleibt scharf von demjenigen der Synergiden getrennt und wird auch die Continuität zwischen dem eingedrungenen Pollenschlauch-Plasma und dem ausserhalb des Embryosacks befindlichen, hier erhalten.[1]) Diese scharfe Abgrenzung und der bleibende Zusammenhang ist dem Umstande zu danken, dass hier das eingedrungene Plasma von zarter Membran umkleidet ist: eine unwesentliche Abweichung von dem bisher beobachteten Verhalten, durch die exponirte Lage des Embryosackscheitels hier jedenfalls bedingt. Ungeachtet somit bei Torenia sicher der Pollenschlauch-Inhalt von den Synergiden getrennt bleibt, nehmen letztere, und zwar beide oder nur die eine, bei Antritt des Pollenschlauchs dasselbe stark lichtbrechende, homogene Aussehen, wie in den früher untersuchten Fällen, an. — In unbestäubt gebliebenen Blüthen erhält sich der Eiapparat sehr lange; selbst nachdem die Blumenkrone völlig vertrocknete, kann er noch wenig verändert angetroffen werden; schliesslich geht er zu Grunde und zwar zunächst die Synergiden, wobei sie eben so stark lichtbrechend wie bei Antritt des Pollenschlauchs werden. — Der Pollenschlauch wächst von der Placenta am Funiculus entlang

---

[1]) Vergl. in Befr. und Zellth. die Figuren 14, 18, 20 und 21.

zur Embryosackspitze, die dem Funiculus zugekrümmt ist und an denselben anlehnt.[1]) Er trifft genau auf den Scheitel der Synergiden, was sich nur durch die schon motivirte Annahme einer von diesen ausgeschiedenen Substanz erklären lässt. — Mit Hilfe der Carmin-Tinctionen kann man in dem Pollenschlauche, der den Embryosack eben erreichte, die beiden generativen Zellkerne noch nachweisen. Ist der Pollenschlauch zwischen die Synergiden eingedrungen, so sind Zellkerne in dem draussen gelegenen Theile desselben nicht mehr zu finden. Die Zellkerne sind hier so ausserordentlich klein, dass ihr Nachweis nur nach den gelungensten Tinctionen möglich wird. Der generative Zellkern (Taf. II Fig. 90) theilt sich sehr spät, kurz bevor die Samenknospen erreicht werden. Ist er selbst schon sehr klein und relativ inhaltsarm gewesen, so erreichten dessen beide Tochterkerne höchstens nur noch eine Länge von 0,0025 mm. und etwa die halbe Breite. In jedem der beiden Tochterkerne sind nur wenige, dunkler tingirte Körnchen zu unterscheiden (Fig. 91). — In frischen Präparaten ist der Zellkern des Eies meist durch Stärkekörner verdeckt; in den fixirten Präparaten lässt sich die Stärke durch Quellung entfernen, wobei der Zellkern des Eies erhalten bleibt; der Spermakern ist aber zu klein, als dass man dessen Copulation mit dem Eikern verfolgen könnte.

Bei Gloxinia hybrida sind die beiden generativen Zellkerne im Pollenschlauch etwas grösser, vor Allem dichter und daher wesentlich leichter nachzuweisen als bei Torenia (Taf. II Fig. 93b). Nach erfolgter Theilung des generativen Zellkerns ist von dem vegetativen keine Spur mehr

---

[1]) Vergl. Fig. 169 p. 529 im Bot. Practicum.

zu entdecken. Die Befruchtung beginnt ziemlich genau 60 Stunden nach vollzogener Bestäubung. Die Samenknospen sind nicht bei allen Exemplaren der Gloxinia hybrida gleich durchscheinend, so dass eine Auswahl getroffen werden muss. Der Eiapparat ist im Wesentlichen wieder so wie bei Orchideen und Monotropa gebaut (Fig. 92). In den empfängnissreifen, doch noch nicht mit einem Pollenschlauch versorgten Samenknospen, zeigen die Synergiden oft deutlich eine longitudinale Streifung ihrer oberen Körperhälfte (Fig. 92). Diese Streifung hängt jedenfalls wieder mit einer stattfindenden Ausscheidung zusammen und hat nichts mit der Kappenbildung zu thun, welche hier überhaupt kaum angedeutet ist. Ich konnte in Pollenschläuchen, welche die Mikropyle bereits erreicht hatten, die generativen Zellkerne nachweisen. Die Figuren 93 a und b Taf. II stellen einen solchen Fall und zwar die Figur 93 a bei schwacher, die Figur 93 b bei starker Vergrösserung vor. Die Integumentzellen um die Mikropyle führen zur Empfängnisszeit Stärkekörner. Der in den Embryosack eingetretene Pollenschlauch-Inhalt ist von demjenigen der desorganisirten Synergiden meist zu unterscheiden. Für gewöhnlich wird nur die eine Synergide verändert, die andere bleibt erhalten und kann noch mehrere Tage später vorgefunden werden. An fixirten und tingirten Präparaten gelingt es, wenn auch selten, den Spermakern und Eikern in Copulation zu sehen (Fig. 94); der Spermakern steht dem Eikern etwas an Grösse nach.

V. Theorie der Befruchtung.

Aus den hier über die Befruchtungsvorgänge bei den Phanerogamen mitgetheilten Beobachtungen scheinen mir einige allgemeine Thatsachen mit voller Evidenz zu folgen.

1⁰. Der Befruchtungsvorgang beruht auf der Copulation des in das Ei eingeführten Spermakerns mit dem Eikern, ein Satz, der zuerst scharf von O. Hertwig formulirt wurde. [1]

2⁰. Das Cytoplasma ist an dem Befruchtungsvorgang nicht betheiligt.

3⁰. Der Spermakern wie der Eikern sind echte Zellkerne.

Um an den letzten dieser Sätze zunächst anzuknüpfen, so scheint mir in der That durch diese Untersuchung der Beweis endgiltig beigebracht zu sein, dass der mit dem Eikern copulirende Spermakern ein echter Zellkern sei. Denn während sonst der für den Befruchtungsact bestimmte Zellkern, bei seiner Umbildung zum Spermatozoiden oder zum Zellkern desselben, mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen erfährt, welche wenigstens vorübergehend Zweifel an seiner Zellkernnatur erwecken könnten, sehen wir hier einen Zellkern des Pollenschlauchs, in völlig unveränderter Form, bis zum Eikern gelangen und den Befruchtungsact

---

[1]) Morphologisches Jahrb. Bd. III pag. 278.

vollziehen. Diese Thatsache ist durch directe Beobachtung zur vollen Sicherheit erhoben. Der copulirende Spermakern ist hier ein Zellkern, der auf dem Wege der gewohnten, indirecten Theilung aus einem andern Zellkern hervorging, bis zuletzt den bei Zellkernen gewohnten Bau behielt und die für Zellkerne gewohnten Reactionen zeigte. — Und ebenso geht auch der Eikern der Phanerogamen durch indirecte Theilung aus einem Mutterkern hervor und behält bei Angiospermen ganz unverändert bis zur Befruchtung den Bau und die Reactionsfähigkeit eines gewöhnlichen Zellkerns bei. Physiologische Gesichtspunkte können aber für die Bestimmung des morphologischen Werthes eines Gebildes nicht massgebend sein, soll nicht überhaupt jede Möglichkeit der Verständigung auf morphologischem Gebiete aufhören. Dass der Eikern und der Spermakern nicht functionell gleichwerthig mit dem Zellkern jeder beliebigen vegetativen Zelle sind, ist ohne Weiteres klar; aber wir können doch eben so wenig den Zellkern jeder andern mit ausgeprägten Functionen ausgestatteten Zelle, auch wenn wir annehmen sollten, dass er seine ursprünglichen Eigenschaften verändert habe, mit einem besondern Namen belegen oder gar dessen morphologische Zellkernnatur in Abrede stellen. Daher ist selbst, meiner Ansicht nach, die Bezeichnung „Pronuclei" für die im Befruchtungsact sich vereinigenden Zellkerne zu verwerfen, da es, wie das Beispiel der Phanerogamen lehrt, durchaus nicht in dem Wesen des Befruchtungsactes begründet liegt, dass die copulirenden Zellkerne unvollgiltige Zellkerne sein sollten. Da aber die Befruchtungsvorgänge in typisch ausgeprägter Form bei den Phanerogamen sich abspielen, so können, auf Grund anderweitiger Uebereinstimmungen, die gewonnenen Resultate zur Deutung schwierigerer Fälle

herangezogen werden. — Wo der Spermakern durch ein trennendes Medium seinen Weg zum Ei sich bahnen muss, da wird er nothwendig dieser Aufgabe entsprechende Veränderungen erfahren haben. Diese Veränderungen werden um so auffallender sein, je weniger Cytoplasma den Spermakern begleitet, je mehr er selbst den Anforderungen sich anpassen musste, welche die Bewegungs-Mechanismen an ihn stellen. Wo reichliches Cytoplasma im Spermatozoid den Spermakern umhüllt und alle locomotorischen Leistungen übernimmt, da wird der Spermakern sich eventuell nur wenig verändert, vielleicht nur verdichtet zeigen, so beispielsweise in den neuerdings von Nussbaum,[1]) Ed. van Beneden und Ch. Julin[2]) untersuchten Spermatozoiden von Ascaris megalocephala. Bei den Phanerogamen endlich, wo die Spermakerne ganz von Cytoplasma umhüllt, in jeder Weise durch dieses geschützt und von demselben an die Bestimmungsorte geführt werden, haben sie keinerlei Veränderungen erfahren. Aus Alledem geht hervor, dass die Phanerogamen, wo in Folge so günstiger Bedingungen der Spermakern uns unverändert entgegentritt, benutzt werden müssen, um die abgeleiteten Fälle zu beleuchten, nicht umgekehrt jene dazu dienen können, um uns über das Wesen der Spermakerne aufzuklären.[3]) — Wie modificirt übrigens der Spermakern als Körper der Spermatozoiden oder als

---

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII p. 160, 1884.

[2]) Bull. de l'Acad. roy. de Belg. 3. sér. T. VII. Nr. 4. 1884.

[3]) Eine Zusammenstellung der Angaben über die Bedeutung der einzelnen Theile der Spermatozoiden vergl. bei Nussbaum l. c. p. 192. Die vorhandenen entwicklungsgeschichtlichen Daten über pflanzliche Spermatozoiden sind nur wenig zahlreich und zum Theil widersprechend. Vergl. die Zusammenstellung bei Goebel in der Vergl. Entwicklungsg. d. Pflanzenorg. p. 420. — Die Betheiligung des Zellkerns an der Bildung der Spermatozoiden stellt neuerdings Sabatier in Abrede. Vergl. Rev. des sc. nat. Montpellier 3. sér. T. III p. 383.

Bestandtheil derselben sich auch zeigen mag, so ist doch übereinstimmend constatirt worden, dass vor der Copulation des Spermakerns mit dem Eikern, im Ei, auch der Spermakern seine typische Zellkernnatur stets wieder annimmt. Letztere Erfahrung, in Verbindung mit den bei den Phanerogamen gewonnenen Thatsachen, ist wohl geeignet, jeden Zweifel an der allgemeinen Giltigkeit der bei Phanerogamen über die Natur des Spermakerns gewonnenen Resultate zu beseitigen.

Der in zweiter Reihe von mir aufgestellte Satz, dass es der Spermakern allein ist, der die Befruchtung vollzieht, verlangt noch einer weiteren Begründung. Derselbe berührt eine bestehende Controverse, die an den bisherigen Beobachtungsobjecten nicht zu schlichten war, da dieselben stets die Möglichkeit zuliessen, dass auch Cytoplasma aus der männlichen Zelle bei der Befruchtung thätig gewesen sei. Je nach den Objecten neigten somit die Beobachter mehr der einen oder der anderen Auffassung zu, ja dasselbe Object hat oft in dieser Beziehung verschiedene Deutungen erfahren. So giebt für die neuerdings so eingehend studirte Ascaris megalocephala Nussbaum an. [1]) dass hier das Wesen der Befruchtung nicht nur in der Verschmelzung des Kerns des Spermatozoiden mit dem Keimbläschen des Eies, sondern auch des modificirten Protoplasma des Spermatozoiden mit dem Dotter beruhe, während Ed. van Beneden meint, dass von den constituirenden Theilen des Spermatozoiden hier wohl nur dem Zellkern eine Bedeutung für die Befruchtung zukäme. [2])

Die Angiospermen scheinen mir geeignet, auch diesen wichtigen Punkt der Befruchtungsfrage weiter aufzuklären.

---

[1]) l. c. p. 182.
[2]) l. c. p. 305.

Die Theilungsvorgänge in der progamen Pollenzelle zeigen uns zunächst, dass Cytoplasma, wenn auch in geringer Menge, bei Bildung der generativen Zelle abgegrenzt wird. Diesem Cytoplasma könnten befruchtende Eigenschaften zukommen, falls dasselbe bis zuletzt um den generativen Zellkern erhalten und abgegrenzt bliebe. Allein, wir finden einerseits schon, dass der generative Zellkern zu seiner Ausbildung meist so gut wie das gesammte Cytoplasma seiner Zelle verbraucht, und dann andererseits auch, dass die Abgrenzung der Zelle um den generativen Zellkern früher oder später gänzlich schwindet. Seine Theilung führt der generative Zellkern meist schon als freier, von dem Cytoplasma der vegetativen Zelle unmittelbar umgebener Zellkern aus. So könnten die befruchtenden Eigenschaften nur noch dem Cytoplasma der vegetativen Zelle zukommen, wodurch aber die vorausgehende Abgrenzung, die zur Ausbildung der befruchtenden Eigenschaften im generativen Zellkern nothwendig ist, unverständlich bliebe. Auch finden wir ja, dass bei Gymnospermen, wo die generative Zelle den Pollenschlauch treibt, die vegetative Zelle dauernd abgegrenzt bleibt. So müsste denn bei Angiospermen gerade dasjenige Cytoplasma, welches bei Gymnospermen nothwendiger Weise von der Betheiligung am Geschlechtsacte ausgeschlossen ist, denselben vollziehen. Eine solche Annahme ist nicht gut möglich. Auch sehen wir thatsächlich bei den Angiospermen das Cytoplasma nur bis an das Ei vordringen. Ein Eindringen desselben in das Ei wäre freilich, ungeachtet es sich nicht direct nachweisen lässt, nicht ausgeschlossen, doch wird es durch die Beobachtung nicht gefordert und liegt somit bei der sonstigen Unwahrscheinlichkeit dieser Annahme kein Grund vor, dieselbe zu machen.

Das Cytoplasma der generativen Zelle bei den Gymnospermen, der vegetativen Zelle bei den Angiospermen dient somit nur als Vehikel, um die Spermakerne an ihren Bestimmungsort zu führen, wo sie von dem Cytoplasma des Eies übernommen werden. Das Cytoplasma des Pollenschlauchs spielt hier die nämliche Rolle wie die Cilien an den Spermatozoiden der Gefässkryptogamen.

Das bis an das Ei gelangte Cytoplasma des Pollenschlauchs schwindet schliesslich zwar, doch nicht als Cytoplasma, es wird vielmehr als Nahrungs-Material für die Keim-Anlage verbraucht. Mit ihm, und in derselben Weise, schwinden auch die Körper der desorganisirten Synergiden.

Verfolgen wir die Vorgänge, die sich im Pollenkorn der Angiospermen bei Bildung der generativen Zelle abspielen, so finden wir, dass die aus der Theilung der progamen Zellkerne hervorgegangenen beiden Schwesterkerne zunächst völlig gleich sind. Der progame Zellkern hat die gewohnten Differenzirungen durchgemacht, welche zur indirecten Kerntheilung führen; die gewohnte Längsspaltung der Segmente des Kernfadens hat hierauf stattgefunden und so qualitativ und quantitativ gleiche Theile des alten Zellkerns den neuen zugeführt. Der generative und der vegetative Zellkern sind somit bei ihrer Anlage nicht verschieden und ihre spätere Verschiedenheit ist also nicht die Folge eines bestimmten, von den gewohnten Vorgängen der indirecten Theilung abweichenden Verfahrens. Erst während die beiden Schwesterkerne zu ihrer definitiven Grösse anwachsen, markiren sich die Unterschiede. Diese können also nur durch eine verschiedene Ernährung der beiden Zellkerne herbeigeführt worden sein. Diese Ernährung wird durch das umgebende Cytoplasma besorgt, das somit,

als in beiden Schwesterzellen verschieden, anzunehmen ist. Letzterer Annahme steht nichts entgegen, ja sie wird unmittelbar durch das verschiedene Aussehen des Inhaltes beider Schwesterzellen gefordert. Bei den Gymnospermen wiederholt sich mehrmals die Theilung der progamen Pollenzelle. Die für die Ausbildung des generativen Zellkerns nothwendige Qualität des umgebenden Cytoplasma wird hier augenscheinlich erst in Folge wiederholter Theilungsschritte erreicht. Die Zelle, welche den generativen Zellkern ausbildet, ist wie bei Angiospermen gegen die übrigen abgegrenzt. Der Unterschied beruht nur darauf, dass hier nicht das gesammte, vielmehr nur ein Theil des Cytoplasma der generativen Zelle in der Ernährung des generativen Zellkerns aufgebraucht wird. — Bei den Angiospermen hat der Zellkern der generativen Zelle, während seiner Ausbildung, die definitiven Eigenschaften, die ihn zur Ausübung der Geschlechtsfunctionen befähigen, bereits erlangt; seine Theilung liefert nur noch gleiche Producte, auf welche das Cytoplasma des Pollenschlauches augenscheinlich ohne Einfluss ist. Bei den Gymnospermen hingegen hat der generative Zellkern im Pollenkorn seine definitiven Eigenschaften noch nicht erlangt. Daher bleiben auch wohl die vegetativen Zellen dauernd abgeschlossen. Im Innern des Pollenschlauches wird noch eine bestimmte Plasma-Masse um den generativen Zellkern abgegrenzt, auch die Entwicklung der Tochterkerne zum Theil in abgeschlossenen Plasma-Massen vollzogen, und bei den Cupressineen der von der Befruchtung ausgeschlossene Zellkern dauernd in einer abgegrenzten Cytoplasma-Masse festgehalten. — Aus allen diesen, genau festzustellenden Thatsachen, geht übereinstimmend hervor, dass bei den Phanerogamen die Spermakerne nicht durch einen besonderen Theilungsvorgang ihres Mutterzell-

kerns, sondern durch die Art ihrer Ernährung die für den Befruchtungsact nothwendigen Eigenschaften erlangen, und dass bestimmte Cytoplasma-Massen abgegrenzt werden, damit diese specifische Ernährung möglich sei. Diese Thatsachen wollen wir festhalten, um sie in entsprechender Weise später zu verwerthen.

Der von uns unter „1" aufgestellte Satz: der Befruchtungsvorgang beruht auf der Copulation des in das Ei eingeführten Spermakerns mit dem Eikern, lässt sich, nach all dem Vorausgehenden, für die Phanerogamen sicher beweisen. Eine gleichzeitige Copulation von Cytoplasma findet hingegen nicht statt; es wird somit auch in denjenigen Fällen, wo eine solche Copulation nachgewiesen ist, dieser nur eine ernährungsphysiologische Rolle zufallen. — Der in das Ei eingeführte Zellkern kann, bei den Phanerogamen, entweder von Anfang an dieselbe Grösse und dasselbe Aussehen wie der Eikern besitzen oder diesem zunächst an Grösse nachstehen und durch den Mangel des oder der Kernkörperchen sich von demselben unterscheiden. Bevor die Copulation beginnt, hat aber der Spermakern im Allgemeinen die Grösse des Eikerns erreicht und auch Kernkörperchen erhalten, wenn auch letztere eventuell an Grösse denjenigen des Eikerns nachstehen. Lassen wir die letztgenannte, etwa noch vorhandene, unwesentliche Differenz unberücksichtigt, so sehen die beiden copulirenden Zellkerne jetzt gleich aus. Der Vorgang der Copulation wird dadurch eingeleitet, dass sich beide Zellkerne zunächst gegen einander abflachen, wobei sie noch durch die beiderseitige Kernwandung von einander getrennt sind. Diese doppelte Kernwandung wird hierauf undeutlich und schwindet zuletzt, so dass die beiden Kernhöhlungen zu einer einzigen verschmelzen. Die beiden je ein Gerüstwerk bildenden Kern-

fäden treten so unmittelbar an einander. Sie durchdringen sich nicht gegenseitig, sondern legen sich nur an einander. Es findet somit nicht ein Vermischen der Substanz der beiden Kernfäden statt, die beiden Gerüstwerke treten vielmehr nur in Contact ohne thatsächlich zu verschmelzen. Eine wirkliche Vermischung findet nur zwischen dem Kernsaft beider Zellkerne und eventuell auch deren Kernkörperchen statt. Nicht die morphologisch differenzirten, nur die undifferenzirten Elemente beider Zellkerne durchdringen sich somit gegenseitig. Für den Kernsaft muss dies nothwendig geschehen, für die Kernkörperchen kann die Vereinigung auch ausbleiben und hierdurch anzeigen, dass sie nicht zum Wesen der Befruchtung gehört.

An dieser Stelle muss ich erinnern, dass ich in früheren Publicationen zu zeigen bestrebt war,[1]) dass auch im Gerüstwerk der ruhenden Zellkerne nur ein einziger Kernfaden vertreten sei, dessen durch einander geschlungene Windungen Anastomosen bilden. Zu Beginn der Prophasen der Theilung differenzirt sich dieser Kernfaden, sich zugleich verkürzend, aus dem Gerüstwerk wieder heraus, um alsbald in Segmente zu zerfallen. Letztere erfahren früher oder später eine Längsspaltung und ihre Längshälften werden auf die beiden Tochterkerne vertheilt. In diesen verschmelzen alsbald die Tochtersegmente mit ihren Enden, um je einen einzigen, in sich zurücklaufenden Kernfaden zu bilden. Dieser Kernfaden streckt sich und bildet immer zahlreichere, sich durch einander schiebende Windungen, die schliesslich an den Berührungsstellen wieder anastomosiren und so ein Gerüstwerk erzeugen. — In dem Keimkerne, der die beiden Kerngerüste enthält, spielen sich alsbald dieselben Vor-

---

[1]) Zuletzt in: Controversen der indirecten Kerntheilung. 1884.

gänge ab. Jedes Gerüst zieht sich zu einem kürzeren Kernfaden zusammen, der sich in Segmente theilt; die Längsspaltung und die Vertheilung der Längshälften eines jeden Segments auf die beiden Tochterkerne bringt es mit sich, dass jeder Tochterkern gerade eben so viel Kernfäden vom Vater wie von der Mutter erhält. In den Tochterkernen verschmelzen hierauf die Kernfaden-Segmente mit ihren Enden zu einem einzigen Kernfaden, der zur Hälfte somit aus Kernfadenstücken des Vaters, zur Hälfte aus solchen der Mutter gebildet wird. Die Verschmelzung der Kernfäden der beiden sich copulirenden Zellkerne mit ihren Enden erfolgt somit erst in den Tochterkernen des Keimkerns, wobei die vom Vater und von der Mutter stammenden Kernfadenstücke in Folge der Längsspaltung auf die Hälfte ihrer Masse reducirt worden sind und diese nun durch Ernährung ergänzen müssen. Bleibt aber, wie ich es annehmen muss, der Kernfaden eines jeden Zellkerns auch im Gerüstzustand desselben erhalten, zieht er sich vor jeder Theilung gleichmässig zusammen, so werden auch alle folgenden Kerngenerationen annähernd gleiche Stücke des vom Vater und von der Mutter stammenden Kernfadens enthalten. Hieraus ergeben sich weittragendere Gesichtspunkte, die später zur Sprache gebracht werden sollen.

Dass die Tochterkerne des durch Copulation gebildeten Keimkerns zur Hälfte väterlicher, zur Hälfte mütterlicher Abstammung sein müssten, darauf haben bereits in letzter Zeit M. Nussbaum[1]) und Ed. van Beneden[2]) hingewiesen. Bei Ascaris megalocephala legen sich, nach Ed. van Beneden, die beiden Zellkerne im Ei zunächst an einander, ohne

---

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII p. 189, 190.

[2]) Rech. sur la maturation de l'oef, la fécond. et la div. cell. p. 403. Arch. d. Biol. Vol. IV.

dass ihre Kernhöhlen verschmelzen; in jedem der beiden Kerne bilden sich die Elemente für die Kernplatte getrennt aus und treten nun erst zu einer gemeinsamen Kernplatte zusammen. Da ein jedes Element dieser Kernplatte sich der Länge nach spaltet, so bekommt der eine Tochterkern ganz eben so viel Substanz vom Vater und von der Mutter wie der andere. Eine Verschmelzung beider Kerne bei der Befruchtung, die Bildung eines Keimkerns, stellt daher Ed. van Beneden für diesen Fall überhaupt in Abrede. Thatsächlich handelt es sich aber dabei um ganz untergeordnete Differenzen. In den meisten der bis jetzt studirten Fälle und, wie wir ja sahen, auch bei Angiospermen vereinigen sich die beiden copulirenden Zellkerne so, dass eine gemeinsame Kernhöhle die beiden Kerngerüste vereinigt. Da diese Gerüste sich aber nicht gegenseitig durchdringen, so bleibt es im Grunde genommen auch gleich, ob die trennenden Kernwandungen früher oder später resorbirt werden und ob der Kernsaft beider Kernhöhlen sich früher oder später vermischt. Die Ed. van Beneden'schen Figuren [1]) sind so klar und überzeugend, dass sie an der Richtigkeit seiner Angaben keinen Zweifel aufkommen lassen. Diese seine Beobachtungen müssen aber dazu dienen, Licht über andere Vorgänge zu verbreiten, bei welchen die Feststellung der geschilderten Thatsachen auf zu grosse Schwierigkeit stösst. Bei den gewohnten Uebereinstimmungen auf diesem Gebiete werden sich auch dort, wo die Kernhöhlen der copulirenden Zellkerne frühzeitig verschmelzen, die Vorgänge nicht anders als bei Ascaris gestalten dürfen. So nahm ich es denn auch für Angiospermen an, ungeachtet ich zugeben muss, dass die Beob-

---

[1]) l. c. Taf. XIX bis.

achtung dort auf die Frage, ob nicht etwa die beiden in Contact tretenden Kerngerüste an den Berührungsstellen ihre Schleifen öffnen und mit den frei werdenden Fadenenden dann verschmelzen, keine sichere Antwort giebt.

Der so allgemein wiederholten Angabe, dass der Spermakern und der Eikern sich bei der Befruchtung copuliren, hat Sabatier[1]) neuerdings die Behauptung entgegengestellt, dass der „männliche Pronucleus“ bei der Befruchtung den Eikern umfliesst. Nach ihm stellt der „männliche Pronucleus“ überhaupt nicht Kernsubstanz vor, vielmehr dasjenige Cytoplasma, welches innerhalb der das Spermatozoid bildenden Mutterzelle den Zellkern umgab. Es soll der „männliche Pronucleus“ actives Theilungsplasma sein, das, nachdem es den Eikern bei der Copulation umflossen, sich als Substanz der „Astern“ an dessen beiden Polen sammelt.

Diesen Angaben von Sabatier stehen diejenigen über den wirklichen Copulationsvorgang der Zellkerne so bestimmt entgegen, dass sie seiner Befruchtungstheorie jede Grundlage entziehen. Auch hat sich Sabatier Vorstellungen über die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden gebildet, die sich im Widerspruch mit den Angaben fast aller übrigen Beobachter befinden. Wir wollen nun zwar zugeben, dass die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über Spermatozoiden oft auf Schwierigkeiten stossen, welche entgegengesetzte Deutungen zulässig erscheinen lassen; hingegen steht es aber fest, dass der bei Phanerogamen mit dem Eikern sich copulirende Spermakern ein wirklicher Zellkern ist.

Gehen wir von der Annahme aus, dass das Wesen der Befruchtung sich im ganzen organischen Reiche gleich

---

[1]) Revue des sc. nat. Montpellier, 3me sér. T. III p. 387, 392 ff.

bleibt und dass somit die für Phanerogamen gewonnenen Thatsachen benutzt werden können, um andere Befruchtungsvorgänge zu erläutern, so gewinnen wir für die Beurtheilung derselben ganz bestimmte Grundlagen.

Dann müssen wir nämlich annehmen, dass auch bei den einfachsten Copulationsvorgängen, wie sie bewegliche oder unbewegliche Gameten, etwa Pandorina und Spirogyra, uns vorführen, die Befruchtung auf der Verschmelzung der Zellkerne der beiden Gameten beruht, während dem Umstande, dass beide Gameten annähernd gleich viel Cytoplasma zur Zygote liefern, eine nur untergeordnete, das Wesen der Befruchtung nicht berührende Bedeutung zukommt. Es wäre hier eben noch nicht die Arbeitstheilung durchgeführt, welche die weibliche Zelle schliesslich allein für das nöthige Cytoplasma und für die zur ersten Entwicklung des Keimes nöthigen Nahrungsstoffe sorgen lässt. Die directe Beobachtung des Vorgangs der Vereinigung der beiden Cytoplasmakörper in der Zygote zeigt uns denn auch, so beispielsweise bei Spirogyra, ganz andere Erscheinungen als die eben für die Copulation der Zellkerne geschilderten. Es findet ein vollständiges Ineinanderfliessen und Vermischen des Cytoplasma der beiden sich copulirenden Zellkörper statt, ohne dass man die letzteren ihre morphologische Individualität würde bewahren sehen.

Das Wesen der Befruchtung documentirt sich denn auch alsbald bei Thieren wie bei Pflanzen in dem Umstande, dass das Spermatozoid auf den Zellkern fast ausschliesslich reducirt sich zeigt und viel hundert-, ja tausendmal an Volumen dem Ei nachsteht. So wird, um hier an ein prägnantes pflanzliches Beispiel anzuknüpfen, der Körper der Spermatozoiden bei Fucus [1]) fast vollständig vom Zell-

[1]) E. Strasburger, Das botanische Practicum p. 390.

kern eingenommen, der von nur wenig Cytoplasma, das den seitlichen, rothbraunen „Augenpunkt“ birgt und die beiden Cilien trägt, umhüllt ist. Die Natur des Zellkerns im Spermatozoid ist hier leicht sicherzustellen. Derselbe steht an Grösse den Zellkernen des Eies zwar nach, doch nicht in dem Maasse, dass anzunehmen wäre, die Menge der activen Kernsubstanz müsse in beiden verschieden sein. [1]) Der Unterschied ist nicht grösser, als wir ihn bei Angiospermen, etwa bei Monotropa, angetroffen hatten, wo der Spermakern, im Ei angelangt, zur Grösse des Eikerns alsbald anwächst. Die Menge des im Spermatozoid und im Ei von Fucus vertretenen Cytoplasma steht hingegen in höchster Disproportionalität. Das Ei enthält viel hunderttausendmal mehr Cytoplasma als das Spermatozoid. Die morphologischen Thatsachen der Befruchtung haben nun aber übereinstimmend ergeben, dass gleiche Mengen von Kernsubstanz in Copulation eintreten. Gleiche Mengen activer Kernsubstanz werden auch physiologisch gefordert, da die Kinder ihre Eigenschaften zu gleichen Theilen von den Eltern erben. Wäre das Cytoplasma am Befruchtungsact betheiligt, so müsste dasselbe ebenfalls in gleichen Mengen zur Vereinigung gelangen. Es würde sich hierbei im Ei nur um das active Cytoplasma handeln können, anzunehmen jedoch, dasselbe bilde im Ei nur etwa einen millionsten Theil der vorhandenen Substanz, dazu liegen keinerlei stichhaltige Gründe vor. Ja ich werde später zu zeigen suchen, dass es vielmehr bestimmte Gründe giebt, die active Substanz in den Eiern, in den Zellen überhaupt, gar nicht so gering anzuschlagen.

---

[1]) Vergl. die Fig. l. c. p. 389.

Bevor wir zu einer physiologischen Verwerthung der morphologischen Thatsachen der Befruchtung schreiten, wollen wir noch einen anderen Vorgang in's Auge fassen, der so oft als ein Vorläufer der Befruchtung nachgewiesen worden ist: die Bildung von Richtungskörpern.

Es ist wiederholt und ganz neuerdings wieder [1]) der Versuch gemacht worden, den Richtungskörpern der thierischen Eier eine morphologische Deutung zu geben und sie für „rudimentäre" Gebilde zu erklären. [2]) Dieselbe Tendenz bestand gegenüber den sogenannten rudimentären Prothallien in den Mikrosporen der Kryptogamen und den Pollenkörnern der Phanerogamen, welchen Gebilden, meiner Meinung nach, dieselbe Bedeutung wie den Richtungskörpern zukommt. — Ich kann nicht annehmen, dass alle diese Gebilde nur Rudimente älterer sein sollten, halte sie vielmehr dafür, dass ihre Existenz gegenwärtig noch functionell bedingt ist. Für die vegetativen Zellen der Pollenkörner suchte ich dies bereits zu zeigen. Die Abgrenzung der vegetativen von den generativen Zellen erfolgt dort, um die Ernährungsbedingungen herzustellen, unter welchen der generative Zellkern seine functionellen Eigenschaften erlangen kann. Ein Theil des Cytoplasma wird zu diesem Zwecke von dem andern getrennt, der vorzubereitende Zellkern dem Einfluss nur eines Cytoplasmatheiles ausgesetzt. Dieser Theil scheint den bestimmenden Einfluss auf seinen Zellkern erst ausüben zu können, nachdem er von gewissen, im Cytoplasma der progamen Zelle vertretenen Bestandtheilen befreit worden ist. Die vegetativen Zellen in den Pollen-

---

[1]) Vergl. Bütschli, Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen, Biolog. Centralbl. Bd. IV p. 5.

[2]) Giard, Comptes rendus des séances de l'Acad. de sc. de Paris. 19. mars 1877.

körnern für rudimentäre Prothallien zu halten, geht somit schon aus den angeführten Gründen nicht an. Dazu kommt noch, wie wir sehen konnten, dass auch die Entstehungsart der vegetativen Zellen durchaus nicht an die Vorgänge anknüpft, die bei Anlage eines Prothalliums zu beobachten sind. Namentlich abweichend von einer Prothalliumbildung zeigen sich die Vorgänge in den Pollenkörnern der Gymnospermen, wo die vegetativen Zellen, wenn in Mehrzahl vorhanden, nach einander abgegeben werden und so den vegetativen Zellkörper aufbauen. Dasselbe wie für die Pollenkörner gilt auch für die Mikrosporen, in welchen die Bildung der vegetativen Zelle sicher auch durch die Nothwendigkeit bedingt wird, die generativen Zellkerne dem Einflusse gewisser, im Cytoplasma der progamen Zelle vertretener Substanzen zu entziehen.

Wie wir in den Pollenkörnern sehen konnten, sind die beiden Schwesterkerne, von denen der eine generativ, der andere vegetativ werden soll, bei ihrer Anlage gleich. Erst die verschiedene Ernährung bewirkt nachträglich ihre Verschiedenheit. Die bestimmte Ernährung, durch eine entsprechend vorbereitete Cytoplasma-Masse vollzogen, befähigt hier somit den generativen Zellkern zu seinen späteren Functionen.

Ueberblicken wir nun aber die Vorgänge, welche im Pflanzenreiche der Befruchtung vorausgehen, so finden wir, dass diese wesentlich verschieden sein können. Bei der Copulation der Protoplasmakörper zweier Zellen von Spirogyra ist keinerlei Ausscheidung aus diesen Protoplasmakörpern zu beobachten. Hingegen werden bei der Bildung der schwärmenden Gameten von Acetabularia Bestandtheile der Gametangien unbenutzt gelassen, welche im Sinne von Absonderungen gedeutet werden könnten. — Die Bildung der Eier von Fucus erfolgt, ohne dass Theile des Oogonien-

Inhalts von der Entwicklung ausgeschlossen blieben, während aus den Antheridien zugleich mit den Spermatozoiden unverbrauchte Stoffe entleert werden. — Aus dem Oogonium von Vaucheria und Oedogonium wird farbloses Cytoplasma ausgestossen, das sich im vordern Theil des Eies angesammelt hatte; eine Betheiligung der Zellkerne an diesem Vorgang ist nicht zu constatiren. In dem Antheridium von Vaucheria sind unverbrauchte Cytoplasmareste zu sehen, während in den nur je ein Spermatozoid erzeugenden Antheridien von Oedogonium solche nicht zu finden sind. [1]) — Eben so wenig sind solche Reste in den auch nur je ein Spermatozoid erzeugenden Antheridien der Florideen vorhanden, während vom Ei der Florideen ein in dem Trichogyn befindlicher Cytoplasmatheil nach der Befruchtung abgetrennt wird. — Von den Eiern der Archegoniaten wird kurz vor der Reife, durch gewöhnliche Kern- und Zelltheilung, die Bauchkanalzelle abgegrenzt. Die Spermatozoiden der Archegoniaten bilden sich aus der Kernsubstanz um ein centrales Bläschen, das unverbrauchte Inhaltstheile der Spermatocyte [2]) zurückbehält. Zwar schwärmen die Spermatozoiden mit diesem Bläschen aus, doch werfen sie dasselbe ab, bevor sie zur Ausübung ihrer Function gelangen. Bei Salvinia bleibt ausserdem in jedem Antheridium ein Cytoplasmaklümpchen

---

[1]) Den Fuss der Männchen bei den Androsporen-bildenden Arten in Beziehung zu dem Befruchtungsvorgang zu bringen und anzunehmen, dass er mit Substanz erfüllt sei, die vor Ausbildung der Spermatozoiden abgegrenzt werden musste, liegt kein Grund vor, da dieser Fuss nicht einmal allen Androsporen-bildenden Arten zukommt. Eben so wenig kann die in manchen Fällen die austretenden Spermatozoiden umgebende Blase irgend welche hier in Betracht kommende Bedeutung haben, da sie bei den meisten Arten fehlt, andererseits den ungeschlechtlichen Schwärmsporen auch allgemein zukommt.

[2]) So können wir mit den Zoologen die Zelle nennen, aus deren Inhalt das Spermatozoid entsteht.

liegen, das von der Betheiligung an der Bildung der vier Spermatocyten frühzeitig ausgeschlossen wird. — Bei Coniferen wird vom Ei kurz vor der Reife durch Kern- und Zelltheilung eine Zelle abgegrenzt, welche in allen Punkten der Bauchkanalzelle der Archegoniaten entspricht. Die Bauchkanalzellen erinnern durchaus, hier und dort, an die Richtungskörper der thierischen Eier. Um so mehr muss es daher auffallen, dass bei den Cycadeen, den nächsten Verwandten der Coniferen, die Bildung dieser Bauchkanalzelle unterbleibt. Archegonien und Eier stimmen sonst in ihrem Bau vollständig bei Coniferen und Cycadeen überein, dass die Bauchkanalzelle aber fehlt, lässt sich nach den neuesten Untersuchungen von Treub [1]) nicht mehr bezweifeln. In den befruchteten Eiern findet Treub ein bis vier kernähnliche Körper, die in der Nähe des Archegonium-Halses liegen. Der Analogie mit den Coniferen nach muss ich in diesen Körpern die über die Einzahl aus dem Pollenschlauch eingedrungenen Zellkerne erblicken, die eine Zeit lang im Eiplasma erhalten bleiben. — Bei den Angiospermen endlich ist bis jetzt kein Vorgang an den Eiern bekannt, der sich mit der Bildung von Richtungskörpern vergleichen liesse.

Diese Beispiele, die ich so prägnant als möglich aus dem gesammten Gebiete des Pflanzenreiches zusammenzustellen suchte, zeigen überzeugend, dass es keinen gemeinsamen Vorgang giebt, der auf übereinstimmender morphologischer Grundlage die Ausbildung der Geschlechtsproducte hier vorzubereiten hätte. Wir sehen in manchem Falle die Geschlechtsproducte ohne alle vorausgehenden Ausscheidungen reifen, in anderen Fällen werden Theile des Cytoplasma

---

[1]) Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. T. IV, p. 3.

aus den geschlechtlich sich differenzirenden Zellen ausgestossen, in noch anderen findet vorbereitende Kern- und Zelltheilung statt.

In allen Fällen muss es darauf ankommen, dass die für den Geschlechtsact bestimmten Zellkerne in den hierzu nothwendigen, physiologischen Zustand eintreten. Auf Grund der bei den Pollenkörnern gemachten Erfahrungen möchte ich behaupten, dass sie denselben nur in Folge einer bestimmten Ernährung erlangen können. Das Medium, in dem sie sich befinden, muss die hierzu erforderliche Beschaffenheit annehmen. Dieses Medium, aus dem sie ihre Nahrung schöpfen, ist das umgebende Cytoplasma. Dasselbe kann, wie das Beispiel von Spirogyra lehrt, auch ohne vorausgehende Ausscheidung die nöthigen Eigenschaften erlangen. Dass in der That das Cytoplasma der sich zur Copulation anschickenden Zellen von Spirogyra eine nachweisbare Veränderung erfährt, geht aus den Angaben von Loew und Bokorny [1]) hervor. Dieselben fanden, dass Zellen, welche durch Fortsätze in gegenseitige Berührung bereits getreten sind, aus verdünnten, alkalischen Silberlösungen kein Silber abscheiden und sich hierdurch von den vegetativen Zellen unterscheiden. Es nimmt das Fett in solchen Zellen ab, der Zuckergehalt zu. Ich bin selbstverständlich weit davon entfernt, in dem Fehlen oder dem Vorhandensein von Fett oder Zucker im Cytoplasma die Ursache der geschlechtlichen Ausbildung der Zellkerne zu erblicken, wohl aber betrachte ich diese sichtbaren, nachweisbaren Veränderungen als Ausdruck tiefergehender Modificationen, welche die Zellsubstanz erfahren hat. — In

---

[1]) Die chemische Ursache des Lebens p. 49; Die chemische Kraftquelle im lebenden Protoplasma (zweite Aufl. von: Die chem. Urs. d. Leb.) p. 59 und 60.

anderen Fällen, wie in den Antheridien von Vaucheria, den Oogonien von Vaucheria und Oedogonium, wird ein Theil des Zellinhalts eliminirt, worauf erst der andere die nöthigen Eigenschaften erlangen kann. Und auch dort, wo eine vorbereitende Kern- und Zelltheilung ausgeführt wird, kann die Kerntheilung eine Aenderung der Kernsubstanz nicht veranlassen. Denn wir haben gesehen, dass der progame Zellkern sich hierbei auf dem Wege gewohnter, indirecter Theilung, welche es mit sich bringt, dass beide Theilhälften völlig identisch werden, vermehrt. Also kann es sich hierbei nur um Reduction der Kernsubstanz und um gleichzeitige Abgrenzung bestimmter Theile des Cytoplasma handeln. Hingegen können sehr wohl auch aus den geschlechtlich zu differenzirenden Zellkernen einzelne Bestandtheile ausgestossen werden, doch nicht auf dem Wege indirecter Kerntheilung, da diese gleiche Producte liefert. Solche Vorgänge sind im Thierreich nachgewiesen und wir kommen später noch auf dieselben zu sprechen, im Pflanzenreiche sind hingegen derartige Fälle, wo bekannt, nicht direct in die geschlechtliche Entwicklung zu ziehen. So finden wir bei der Entstehung der Sporen und Pollenkörner, im Zellkern der Mutterzelle, den Paranucleolus, welcher einen nucleolusähnlichen Körper vorstellt, der aller Wahrscheinlichkeit nach aus diesem Zellkern beseitigt wird und somit an der Bildung der Zellkerne der Sporen und Pollenkörner sich nicht betheiligt. In den Mikrosporen und Pollenkörnern, wo die Bildung der generativen Zellkerne alsbald auf diese Ausscheidung folgt, könnte man dieselbe immerhin in Beziehung zu den generativen Vorgängen bringen, doch bei Farnkräutern und Schachtelhalmen ist auch der Paranucleolus vorhanden, ungeachtet zwischen dem Zellkern der Mutterzelle der Spore und den Geschlechtsproducten

das ganze Prothallium liegt. Dem Paranucleolus muss jedenfalls eine bestimmte Bedeutung für den Vorgang der Bildung von Sporen und Pollenkörnern zukommen, da er in so charakteristischer Weise in allen Sporen- und Pollenmutterzellen wiederkehrt,[1]) doch in die Reihe der die generativen Zellkerne vorbereitenden Vorgänge ist er nicht zu setzen. Wir werden seine Bedeutung später noch zu würdigen lernen. Vielleicht enthält hingegen das Bläschen, welches die Spermatozoiden der Archegoniaten führen, ausgesonderte Reste, welche aus dem das Spermatozoid bildenden Zellkern stammen. Ausgeschlossen ist hier aber nicht, dass diese Reste auf das vom Zellkern fast völlig verbrauchte Cytoplasma der Spermatocyte zurückzuführen seien.

Der Umstand, dass im Antheridium von Salvinia Theile des Cytoplasma frühzeitig von der Bildung der Spermatocyten ausgeschlossen werden, zeigt, dass Substanz-Absonderungen, als vorbereitende Schritte, ziemlich weit in die Bildung der Geschlechtsproducte zurückgreifen können. So ist denn auch wohl denkbar, dass Vorgänge im Embryosack der Angiospermen, welche der Anlage des Eies vorausgehen, schon in Beziehung zu der geschlechtlichen Ausbildung des Eikerns stehen. Dass übrigens, auch ohne Substanz-Absonderungen, die entsprechenden Bedingungen für die Ernährung der generativen Zellkerne hergestellt werden können, haben wir bei Spirogyra gesehen. Und auch bei Cycas vermissten wir die Abgrenzung eines Inhaltstheils vom Ei an einer Stelle, an der wir allen Grund haben, dieselbe zu suchen.

Es steht übereinstimmend fest, dass der Zellkern thierischer Eier, das sogenannte Keimbläschen, während

[1]) Vergl. E. Strasburger, die Controversen der indirecten Kerntheilung p. 27.

der Reifung den grössten Theil seiner Substanz an den umgebenden Dotter abgiebt und nur aus einem kleinen Theil derselben die erste „Richtungsspindel“ bildet.[1]) Es findet hier also eine Beseitigung von Kerninhalt während der generativen Vorbereitung des progamen Zellkerns statt. Welche Theile das „Keimbläschen“ beseitigt, welche zur Bildung der Richtungsspindel verwerthet werden, lässt sich aus den widersprechenden Angaben nicht mit Bestimmtheit folgern und erlaube ich mir daher die wahrscheinlichste Annahme, dass der Kernfaden vor Allem für die Richtungsspindel erhalten, Theile von Nahrungsplasma ausgestossen werden.

Die Richtungskörper der thierischen Eier, wo sie in typischer Form vorhanden, werden, den meisten Angaben zufolge, durch indirecte Kern- und Zelltheilung gebildet. Die Beschreibungen und Abbildungen von Bütschli,[2]) O. Hertwig,[3]) Fol,[4]) Mark,[5]) Flemming[6]) u. A. sind so klar und überzeugend, dass sich an der Richtigkeit ihrer Behauptungen nicht zweifeln lässt. Sonach werden auch hier bei der Bildung der Richtungskörper nicht besondere Theile des

---

[1]) Vergl. die Litteratur hierzu bei Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie, deutsche Uebersetzung, Bd. I pag. 64 ff.; dann Ed. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oef, la fécondation et la division cellulaire, p. 203.

[2]) Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle. Besonders Nephelis, Taf. I und Limnaeus Taf. IV.

[3]) Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies (Morph. Jahrbuch Bd. III und IV). Im 2. Theile besonders Haemopis und Nephelis Taf. 1 bis III, im 3. Theile Asteracanthion, Mytilus, Pterotrachea, Taf. VIII, X und XI.

[4]) Recherches sur la fécondation. Besonders Asterias, Taf. II.

[5]) Maturation, fecundation, and Segmentation of Limax campestris. Besonders Taf. I bis III.

[6]) Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, III. Theil (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX) Fig. 6 auf Taf. II.

Kernfadens eliminirt, da ja die indirecte Kerntheilung gleiche Schwesterkerne liefert.

Diesen übereinstimmenden Angaben hält Ed. van Beneden[1]) entgegen, dass bei Ascaris megalocephala die Bildung der beiden Richtungskörper nicht auf dem Wege der gewohnten indirecten Kerntheilung erfolge. Zwar bilde sich auch hier eine eigenartige Kernspindel mit Kernplatte aus, doch die Theilung derselben finde nicht innerhalb der Kernplatte, sondern senkrecht zu dieser, parallel zur Längsaxe der Kernspindel statt, so dass letztere in zwei Längshälften zerlegt werde. Auf diese Weise könnten in der That verschiedene Elemente dem Zellkern des Eies und dem Zellkern des Richtungskörpers zufallen. Auch soll die Bildung der Richtungskörper selbst, nicht nach Art von Zelltheilung, vielmehr von Ausstossung erfolgen.

Ed. van Beneden ist geneigt, diese Ergebnisse seiner Untersuchung zu verallgemeinern und sie auf alle Richtungskörper bei thierischen Eiern auszudehnen. Solcher Verallgemeinerung stehen nun aber die sehr positiven Behauptungen und Abbildungen der vorhin citirten Beobachter entgegen. Hinzu kommt, dass selbst für Ascaris megalocephala entgegengesetzt lautende Angaben von M. Nussbaum existiren und dass letzterer mit Bestimmtheit eine indirecte Kerntheilung, die nur mit eigenthümlicher, hakenförmiger Krümmung der Kernspindel verbunden sei, bei der Bildung der Richtungskörper behauptet.[2])

Dies Alles bestimmt uns zunächst daran festzuhalten,

---

[1]) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, p. 196 ff. und 387 ff. Taf. XV bis XIX bis.

[2]) Ueber die Veränderung der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung; ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII p. 168 und 169, Taf. X Fig. 28 bis 37.

dass die typischen Richtungskörper bei thierischen Eiern durch indirecte Zell- und Kerntheilung entstehen. Dadurch werden diese Vorgänge mit denjenigen vergleichbar, die sich bei Archegoniaten und Gymnospermen während der Bildung der Bauchkanalzellen abspielen. Hier wie dort liefert die Kerntheilung zwei gleiche, die Zelltheilung zwei ungleiche Producte, indem die Richtungskörper, wie auch Bauchkanalzellen, vor Allem schon durch ihre geringe Grösse sich von der Eizelle unterscheiden.

Für die von Ed. van Beneden in Zweifel gezogene Zellnatur dieser Richtungskörper thierischer Eier spricht ja auch der Umstand, dass sich dieselben in manchen Fällen nach ihrer Ausstossung noch zu theilen vermögen. Es ist dieser Vorgang bei manchen Hirudineen und Gasteropoden beobachtet worden und erinnert er an die nachträgliche Theilung, der die vegetativen Zellen im Pollenkorn der Gymnospermen fähig sind. — Bei den Arthropoden gelang es bis jetzt nicht, Richtungskörper mit Sicherheit nachzuweisen,[1]) und es bleibt somit abzuwarten, ob diese Eier, sich zu den anderen, nicht etwa so, wie die Eier von Cycas zu denjenigen der Coniferen, verhalten. Die Unterschiede, welche bei den Pflanzen festzustellen waren, lassen es überhaupt möglich erscheinen, dass auch die thierischen Eier sich in verschiedener Weise der bei der Reifung zu beseitigenden Stoffe entledigen könnten. So will es bis jetzt nicht gelingen, die an den Eiern der Wirbelthiere zu beobachtenden Vorgänge mit der typischen Bildung von Richtungskörpern in Einklang zu bringen. Aus den so sorgfältigen Untersuchungen von O. Hertwig [2]) und van

---

[1]) Vergl. Balfour, Handbuch der vergl. Embryologie, deutsche Uebersetzung, Bd. I p. 71.

[2]) Morphologisches Jahrbuch, Bd. III p. 36 ff.

Bambeke[1]) an Amphibien scheint hervorzugehen, dass der Inhalt des Keimbläschens, nachdem dasselbe eine oberflächliche Lage am pigmentirten Pole des Eies angenommen hat, sich mit dem Dotter vermischt und, nach Eindringen der Spermatozoiden, theilweise als körnige Masse aus dem Ei ausgestossen wird.

In den Spermatocyten der Thiere sind sogenannte Nebenkerne beobachtet.[2]) Sie stammen, so scheint es, nicht aus dem Zellkern, sondern aus dem Cytoplasma und werden als Verdichtungen desselben gedeutet. Unseren sonstigen Erfahrungen nach dürften es Cytoplasmatheile sein, welche von der Einwirkung auf den reifenden Spermakern ausgeschlossen werden. Ausserdem wollen Ed. van Beneden und Ch. Julin[3]) in der „formativen Region" des Hodens von Ascaris megalocephala einen eigenthümlichen Vorgang gesehen haben, den sie mit der Bildung von Richtungskörpern bei Eiern vergleichen. Die Zellen, welche die „Spermatogonien" erzeugen, sollen nämlich Elemente ihrer Kernplatte ausstossen. Es geschieht das, so wird angegeben, im Stadium der Kernspindel. Letztere enthält danach zunächst in ihrer Kernplatte vier Segmente; zwei Segmente werden nach einander aus der Spindel und der Zelle entfernt, so dass schliesslich nur zwei Segmente in der Kernplatte zurückbleiben. Wir kommen auf diese Angaben später zurück. Abgesehen von dem geschilderten Vorgang werden in den Spermatocyten, welche aus den Spermatogonien hervorgehen, Substanztheile aus dem Cyto-

---

[1]) Bulletins de l'Académie royale de Belgique, 2me sér. T. LXI p. 97, Taf. I und II.

[2]) Vergl. die weiteren Angaben und die Litteratur bei Nussbaum, l. c. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII p. 200 ff.

[3]) La spermatogénèse chez l'Ascaride megalocéphale. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 3me sér. T. VII No. 4. 1884.

plasma ausgesondert, welche die Kopfkappen der Spermatozoiden bilden. Die Substanz dieser Kopfkappen vergleicht Nussbaum mit derjenigen der in anderen Fällen auftretenden Nebenkerne.[1])

Wie schon erwähnt wurde, halten Ed. van Beneden und Ch. Julin die von ihnen geschilderte Ausstossung von Elementen der Kernplatte aus den Mutterzellen der Spermatogonien für einen ähnlichen Vorgang wie die Bildung der Richtungskörper. Sie gehen hierbei von der Annahme aus, dass die Bildung der Richtungskörper mit einer Längsspaltung der betheiligten Kernspindel verbunden sei. Wir suchten vorhin zu zeigen, wie wenig wahrscheinlich letztere Annahme sei; mit ihr würde aber auch der Vergleich zwischen den beiden in Betracht gezogenen Vorgängen fallen. Die Ausstossung von Elementen der Kernplatte aus den Mutterzellen der Spermatogonien von Ascaris megalocephala stände somit zunächst ganz isolirt da, ohne bekannte Anknüpfungspunkte.

Die Abscheidung der Richtungskörper ist schon wiederholt als Beseitigung der männlichen Elemente aus dem zuvor hermaphroditen Eikern aufgefasst worden.[2]) Im ähnlichen Sinne hat man die bei der Entstehung der Spermatozoiden beobachteten Absonderungen als Beseitigung der weiblichen Elemente aus dem Spermakern deuten wollen. Die Vereinigung von Spermakern und Eikern sollte erst wieder einen vollständigen, hermaphroditen Zellkern geben. Ed. van Beneden stützt seine Auffassung durch die Vorstellung, welche er sich über die Entstehung der Richtungs-

---

[1]) l. c. p. 201.

[2]) Minot. Proceed. Bost. soc. nat. hist. Vol. XIX 1877 p. 165—171 und American Naturalist 1880 p. 96—108; Ed. van Beneden l. c. p. 312, 395.

körper der Eier gebildet hat; auch giebt er, wie wir sahen, Ausstossungen einer Hälfte der Kernplatten-Elemente in dem zur Bildung der Spermatozoiden von Ascaris megalocephala führenden Entwicklungsgange an. Die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern erfolgt aber, entgegen Ed. van Benedens Angaben, aller Wahrscheinlichkeit nach, durch indirecte Zell- und Kerntheilung, und wo bei Pflanzen die Zell- und Kerntheilung in den Vorgang eingreift, geschieht dies stets in typischer, indirecter Weise. Die indirecte Kerntheilung, die mit Längsspaltung der Kernfaden-Segmente verbunden ist, liefert aber, wie ich so oft schon hervorgehoben habe, nur gleiche Producte. Somit ist die Annahme von Ed. van Beneden wenigstens in ihrer Allgemeinheit unmöglich, dass aus dem Eikern andere Elemente des Kernfadens ausgestossen als zurückgeblieben wären. Ist diese Annahme aber in ihrer Allgemeinheit nicht zulässig, so trifft sie sicher auch im Einzelnen nicht zu. Eben so wenig lässt sich die im Bildungsgang der Spermatozoiden von Ascaris constatirte Erscheinung, die in der That im Ed. van Beneden'schen Sinne sich verwerthen liesse, nach dem uns bereits Bekannten zu einer allgemeinen Theorie benutzen. Haben wir es doch gerade in den Pollenkörnern bei Phanerogamen in der überzeugendsten Weise constatiren können, dass der Spermakern durch indirecte Kerntheilung entsteht und erst während seiner Ausbildung die charakteristischen Eigenschaften erlangt, die ihn von seinem vegetativen Schwesterkerne unterscheiden.

Meine Auffassung, die den eben genannten entgegenzustellen wäre, geht also dahin, dass die Vorbereitung des Eikerns und des Spermakerns nicht auf der Ausstossung bestimmter Elemente, sondern auf einer entsprechenden Sub-

stanz-Umbildung beruht, wobei es in der That in manchen Fällen zutrifft, dass diese Umbildung erst nach Ausstossung einzelner Bestandtheile des Zellkerns möglich wird. In den meisten Fällen fanden wir eine solche Ausstossung nicht vor, vielmehr nur Aussonderungen aus dem Cytoplasma, oder auch Abgrenzungen von Theilen desselben, welche dem restirenden Cytoplasma eine entsprechende Ernährung des generativen Zellkerns erst zu ermöglichen schienen.

Ich glaube in dieser Arbeit definitiv den Beweis erbracht zu haben, dass die Befruchtung nur auf der Vereinigung der Zellkerne beruht und dass bei vorgeschrittener Geschlechtsdifferenzirung aus dem väterlichen Organismus nur ein Spermakern in das Ei eingeführt zu werden braucht und oft auch allein nur eingeführt wird. Da das Kind somit nur durch Vermittlung des Zellkerns die Eigenschaften von dem Vater erbt, so müssen in den Eigenschaften der Zellkerne die specifischen Charaktere des Organismus begründet sein.

Jeder Zellkern enthält einen Kernfaden, der, im Ruhestadium meist vielfach gewunden und reichlich anastomosirend, ein Gerüstwerk bildet. Der Kernfaden besteht aus einer glashellen Grundsubstanz, dem Nucleo-Hyaloplasma, in welcher zahlreiche, kleine Körnchen, die Nucleo-Mikrosomen, eingebettet sind. Zwischen den Windungen dieses Kernfadens, demselben anhaftend, liegen in Einzahl oder Mehrzahl die Nucleolen. Das ganze Gerüstwerk befindet sich in einer mit Kernsaft gefüllten Kernhöhle, welche von der Kernwandung umgeben wird. Diese Kernwandung halte ich für eine Hautschicht des umgebenden Cytoplasma. An die Kernwandung stossen von Innen die Windungen des Kerngerüstes an. Andererseits geht

die Kernwandung direct in das Netzwerk des Cytoplasma über, aus welchem sie, wie jede andere Hautschicht, durch Verengung der Maschen, hervorgegangen ist. Eine directe Fortsetzung der Cytoplasmafäden in das Gerüstwerk des Kerns nehme ich nicht an, wohl aber einen unmittelbaren Contact der Windungen des Kernfadens mit der Kernwandung, also auch mit dem umgebenden Cytoplasma.[1]) Die Wechselwirkung zwischen dem ruhenden Zellkern und dem Cytoplasma ist daher nur eine dynamische. Es werden aber dem Zellkern, nach jeder Kerntheilung, die zur Ergänzung seiner Masse nothwendigen Nährstoffe aus dem Cytoplasma geliefert. Dies geschieht erst, nachdem der junge Zellkern durch die Kernwandung abgegrenzt worden ist. Die Nahrungsstoffe müssen die Kernwandung somit passiren. Sie werden in gelöster Form von dem umgebenden Cytoplasma geliefert und treten in den Kernsaft ein, um entweder sofort verbraucht, oder zum Theil in Gestalt von Kernkörperchen ausgeschieden zu werden. — Soll eine Kerntheilung erfolgen, so verkürzt sich zunächst der Kernfaden und wird entsprechend dicker. Konnte zunächst noch daran gezweifelt werden, dass im Kerngerüst nur ein in sich zurücklaufender Kernfaden vertreten sei, so wird dies nunmehr deutlich. Eben so sicher constatirt man jetzt, dass die Fäden des umgebenden Cytoplasma sich nicht in diesen Kernfaden fortsetzen. Während der Verkürzung des Fadens verschmelzen dessen Mikrosomen mit einander zu scheibenförmigen Gebilden. Der verkürzte Faden zeigt sich jetzt aus abwechselnd schwächer und stärker lichtbrechenden Scheiben zusammengesetzt. Die stärker lichtbrechenden Scheiben sind aus den Mikrosomen entstanden. An

[1]) Vergl. die Begründung des Gesagten in den Controversen der indirecten Kerntheilung.

ihrer Bildung betheiligen sich aber auch die im Kernsaft gelösten Nährstoffe und zum Theil auch die Substanz der Kernkörperchen, welche während der Prophasen der Theilung sich ebenfalls im Kernsaft lösen. — Der Zustand des verkürzten und differenzirten Kernfadens, der für gewöhnlich erst aus dem Kerngerüst hervorgeht, ist bei den Insecten schon im ruhenden Zellkern zu finden. —Werden Kerngerüste oder verkürzte Kernfäden entsprechend gehärtet und mit den specifischen Kerntinctionsmitteln behandelt, so zeigen sich nur die Mikrosomen, respective die Mikrosomenscheiben, gefärbt, das Nucleo-Hyaloplasma bleibt hingegen farblos. Es fällt auf, dass im Kerngerüst mehr Hyaloplasma vertreten ist als im verkürzten Kernfaden. Nur schmale die Mikrosomenscheiben trennende Zwischenräume bleiben in letzterem ungefärbt. Es hat somit auch ein Theil des Hyaloplasma zur Bildung der Mikrosomenscheiben beigetragen. Dieser in die Mikrosomenscheiben übergegangene Theil des Hyaloplasma musste im ruhenden Zellkern als actives Ernährungsplasma (als nutritives Nucleo-Hyaloplasma) vertreten gewesen sein. Den restirenden, auch jetzt noch zwischen den Mikrosomenscheiben nachweisbaren, dieselben wohl auch mit einer zarten Hülle überziehenden Theil des Hyaloplasma möchte ich aber als actives Gestaltungsplasma auffassen. Dieses formative Nucleo-Hyaloplasma würde dem Naegeli'schen „Idioplasma“ [1]) entsprechen. — Die Reactionen des Nucleïns so auch die Farbstoffaufspeicherungen werden in fixirten Zellkernen nur von denjenigen Theilen des Nahrungsplasma gezeigt, welche in dem lebenden Zellkern ausser Action gesetzt, somit als Mikrosomen, als Nucleolen oder als Mikrosomenscheiben vertreten waren. Die ge-

---

[1]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre p. 23.

staltende Substanz im Zellkern ist im Hyaloplasma zu suchen und zwar, wie ich jetzt noch einschränken muss, in demjenigen Theile des Hyaloplasma, der in die Mikrosomensubstanz nicht übergeht. Dass nicht die Mikrosomen, sondern das Hyaloplasma als die active Substanz, nicht nur im Nucleoplasma, sondern auch im Cytoplasma, aufzufassen sei, habe ich übrigens schon wiederholt, zuletzt noch gegen Pfitzner hervorgehoben. [1])

Das Idioplasma im Zellkern bildet somit einen Faden, dessen Theilchen, wie später noch gezeigt werden soll, eine bestimmte Anordnung einhalten. Im Gegensatz zum Nucleoplasma fehlt dem Cytoplasma ein festeres Gefüge. Das Netzwerk aus Cyto-Hyaloplasma, das wir hier antreffen, ist in ununterbrochener Veränderung begriffen und die Annahme einer bleibenden Configuration innerhalb desselben wird durch die Beobachtung geradezu ausgeschlossen. In seiner Zusammensetzung hingegen entspricht das Cytoplasma dem Nucleoplasma. Auch in letzterem haben wir nämlich Hyaloplasma und inactives Nahrungsplasma, das heisst Mikrosomen, zu unterscheiden. Auf die entsprechende Bedeutung der Mikrosomen für das Cyto- und Nucleoplasma hatte ich, durch Wahl übereinstimmender Bezeichnungen, schon in früheren Publicationen hingewiesen. Identisch sind übrigens diese Gebilde nicht. An Tinctionsfähigkeit stehen die Cyto-Mikrosomen den Nucleo-Mikrosomen nach und ist ja auch thatsächlich eine chemische Verschiedenheit zwischen denselben nachgewiesen. Im Cyto-Hyaloplasma sind zugleich das active Nahrungsplasma (nutritives Cyto-Hyaloplasma) und das Gestaltungsplasma (formatives Cyto-Hyaloplasma) vertreten. Die bei

---

[1]) Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung p. 63.

der Kern- und Zelltheilung sich abspielenden Vorgänge scheinen mir wenigstens Anknüpfungspunkte für eine solche Unterscheidung abzugeben. Bei den typischen Vorgängen der indirecten Kerntheilung, wie sie, von den Protozoen abgesehen, sich im Thier- und Pflanzenreich abspielen, sehen wir das umgebende Cytoplasma in die Kernhöhle eindringen und hier die Spindelfasern der sich ausbildenden Kernspindel erzeugen. Durch diese Spindelfasern geführt, wandern die Kernplatten-Elemente an die Pole der Spindel, während die Spindelfasern selbst, als Verbindungsfäden, an Ort und Stelle zurückbleiben. Bei den Pflanzen werden diese Verbindungsfäden noch weiter vermehrt und es entsteht in denselben die Zellplatte. Aus dieser geht alsdann die junge Scheidewand hervor. Ich bin nun geneigt, diese Fäden, welche schliesslich als Verbindungsfäden bei der Zelltheilung halbirt werden, für das Gestaltungsplasma im Cytoplasma zu halten. Diese Fäden bestehen fast nur aus Hyaloplasma; sie werden zu gleichen Hälften auf die Tochterzellen vertheilt. Aequatoriale Theile solcher Fäden sind es aber, welche als äusserst zarte Verbindungsfäden in der Scheidewand verbleiben und den Zusammenhang zwischen den einzelnen Cytoplasten des Pflanzenkörpers unterhalten. Alle diese Thatsachen scheinen mir hinlänglich für die dominirende Rolle des Gestaltungsplasmas innerhalb des Cytoplasma zu sprechen. Gegen dieselbe liesse sich hingegen das Verhalten der Thiere anführen, welche die Zahl der Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernen nicht vermehren, weit weniger formatives Cytoplasma als die Pflanzen somit besitzen würden, falls alles formative Cytoplasma in den Verbindungsfäden vertreten sein sollte. Dieser letzte Punkt liegt nun aber auch in der That anders. Das formative Cytoplasma sammelt sich nämlich, wie dies in

thierischen Eiern besonders auffällig ist, für alle thierischen und pflanzlichen[1]) Zellen aber angenommen werden muss, zunächst an den beiden Polen des Zellkerns, um dessen Theilung anzuregen. Es bildet die Spindelfasern, bleibt im Uebrigen in thierischen Zellen an den Polen des Zellkerns erhalten, und da es hier in völlig gleichen Mengen vertreten ist, so kommt es auch in gleicher Menge den beiden Tochterzellen zu. In pflanzlichen Zellen wird, wie gesagt, das ganze formative Cytoplasma in der Bildung der Verbindungsfäden verbraucht, und es lässt sich thatsächlich in den Staubfäden-Haaren von Tradescantia direct beobachten, dass während des Auseinanderweichens des Tochterkerne das an den Polen der Figur angesammelte Plasma, zwischen den Tochterkern-Segmenten hindurch, in den die beiden Tochterkerne trennenden Raum einwandert. Auch die äussere Hautschicht des Cytoplasma dürfte, der Hauptmasse nach, aus formativem Cytoplasma bestehen und nur die nutritiven Theile derselben, vor Allem die Mikrosomen, zur Bildung der Celluloseschichten Verwendung finden.

Die bei der Kern- und Zelltheilung sich abspielenden Gestaltungsvorgänge zeigen wohl am besten, dass dem formativen Cytoplasma eine bleibende Gestaltung nicht zukommt, während die Kerntheilungsvorgänge gleichzeitig eine solche für den Zellkernfaden nachweisen. Auch sehen wir, dass, während der Zellkernfaden durch einen complicirten Theilungsvorgang in allen seinen Theilen in zwei völlig gleiche Hälften zerlegt wird, für das formative

---

[1]) Für letztern Punkt vergleiche auch die letzten Angaben von Guignard, Nouvelles observations sur la structure et la division du noyau cellulaire. Bulletin de la société botanique de Lyon, 1884. Sep. Abdr. p. 9.

Cytoplasma nur eine annähernde Halbirung der ganzen Masse zutrifft. Der Träger der erblichen Eigenschaften ist eben der Zellkern und sein festes Gefüge wie auch sein complicirter Theilungsvorgang folgen aus dieser Function. Er bestimmt fort und fort die Gestaltung des Cytoplasma, das somit selbst ein fixirtes Gefüge nicht zu besitzen braucht. Da aber alle Entwicklungsvorgänge sich nur an dem Cytoplasma abspielen können, ohne dieses nicht denkbar sind, das Cytoplasma eines jeden Organismus ausserdem Eigenschaften besitzen muss, welche dasselbe zu eben dieser, die Charaktere der Species bedingenden Entwicklung befähigen, so müssen wir immerhin dem formativen Cyto-Hyaloplasma, als dem Träger der Entwicklung, die Dignität von Idioplasma zusprechen. Freilich ist das Cyto-Idioplasma nur Idioplasma zweiten Ranges, das unter der Herrschaft des Nucleo-Idioplasma steht. Dieses zeigt sich am besten bei der Befruchtung, an der nur das beherrschende Idioplasma betheiligt ist. Ja bei Bastardbefruchtung genügt die Einführung eines fremden Nucleo-Idioplasma, um das Cyto-Idioplasma in neue Bahnen zu drängen. Trotzdem nur Nucleo-Idioplasma eingeführt worden, kann der erzeugte Organismus nicht nur die Mitte zwischen dem Vater und der Mutter halten, sondern sogar mehr nach der väterlichen Seite neigen. Diese Fügsamkeit des Cyto-Idioplasma hängt mit seinem wenig fixirten Gefüge zusammen und macht es überhaupt zu dem Organe der Anpassung, während der Zellkern das starre, conversative Princip in dem Organismus repräsentirt. Während das Cyto-Idioplasma, wie die Bastardbefruchtung zeigt, innerhalb bestimmter Grenzen von einem neuen Zellkern neue Entwicklungs-Impulse erhalten kann, ist das Idio-Cytoplasma, wie die Erfahrung lehrt, nur in äusserst geringem Maasse

befähigt, specifische Veränderungen im Idio-Nucleoplasma hervorzurufen.

Ich muss an dieser Stelle bemerken, dass Haeckel in seiner generellen Morphologie[1]) bereits im Jahre 1866, wo die Rolle der Zellkerne bei der Befruchtung noch durchaus unbekannt war, auf andere Erwägung gestützt, bereits den Satz ausgesprochen hatte: dass der Kern die Vererbung der erblichen Charaktere, das äussere Plasma dagegen die Anpassung zu besorgen habe. Haeckel's generelle Morphologie war überhaupt eine ganz hervorragende Leistung, was Pflicht ist hervorzuheben, jetzt, wo so viele der von ihm in jenem Werke geschaffenen Begriffe zum Gemeingut der Naturforscher geworden sind, ohne dass ihres Ursprungs in den meisten Fällen gedacht werde.

Wir sind genöthigt, so wie dies aus den Vorgängen der Kern- und Zelltheilung folgt, eine relativ bedeutende Menge des Zellplasma als Cyto-Idioplasma anzuerkennen. Es müsste somit eine nicht unbedeutende Menge von Cyto-Idioplasma mit dem Spermakern in das Ei eingeführt werden, um zu gleichen Theilen dessen Cyto-Idioplasma zu befruchten. Auch in denjenigen Fällen somit, wo geringe Cytoplasma-Massen mit dem Spermakern in das Ei eintreten, können dieselben nicht befruchtend wirken, da die gleiche Betheiligung des Vaters und der Mutter an den Eigenschaften der Kinder, auch hier, wie bei den Zellkernen, die Vereinigung gleicher Substanzmassen im Befruchtungsact fordern würde.

Die Wechselwirkung zwischen dem Zellkern und dem Cytoplasma ist, wie ich dies bereits zu motiviren suchte, eine dynamische, das heisst, sie findet ohne Stoffwanderung

---

[1]) Bd. I p. 288.

statt. Vom Zellkern aus pflanzen sich auf das umgebende Cytoplasma moleculare Erregungen fort, welche einerseits die Vorgänge des Stoffwechsels in der Zelle beherrschen, andererseits dem durch die Ernährung bedingten Wachsthum des Cytoplasma einen bestimmten, der Species eigenen Charakter geben. Das Cytoplasma seinerseits wirkt auf den Zellkern zurück und regt vor Allem seine Theilung an, hat auch dessen Ernährung zu besorgen. — Was den Einfluss des Zellkerns auf den Stoffwechsel innerhalb der Zelle anbetrifft, so sprechen für denselben bereits directe Thatsachen. Pringsheim [1]) hat beobachtet, dass von dem, den Zellkern von Spirogyra umgebenden Cytoplasma, Fäden ausgehen, welche nach den Amylonherden der Chlorophyllbänder führen. W. Schimper [2]) hat auf das Verhältniss der Stärkebildner zum Zellkern hingewiesen und neuerdings auch in einzelnen Fällen ein bestimmtes Verhältniss der assimilirenden Chromatophoren zu demselben feststellen können. — Der Einfluss, den der Zellkern auf die Entwicklungsvorgänge im Cytoplasma ausübt, ist am besten an den Folgen der Befruchtung zu erkennen, indem hier der Copulationsvorgang, welcher den Keimkern actionsfähig macht, auch gleichzeitig die Entwicklungsvorgänge im Eiplasma anregt. Seine beiden Functionen innerhalb des Cytoplasma übt der Zellkern entweder gleichzeitig oder die den Stoffwechsel beherrschende allein nur aus. Letzteres findet in Zellen statt, welche ihre Formgestaltung bereits vollendet haben. Unter Umständen können aber auch in solchen Zellen neue Entwicklungsvorgänge angeregt und der Zellkern zur Ausübung auch dieser seiner Aufgabe

---

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XII p. 304, Taf. XXIV Fig. 4.
[2]) Das Nähere hierüber demnächst in den Jahrb. f. wiss. Bot.

wieder veranlasst werden. Die Entwicklungsvorgänge, welche der Zellkern im Cytoplasma angeregt hat, wirken alsbald auf ihn selbst zurück. In der anwachsenden Cytoplasma-Masse bilden sich nämlich polare Gegensätze aus, welche eine Ansammelung des Cyto-Idioplasma an zwei entgegengesetzten Seiten des Zellkerns veranlassen und denselben weiterhin zur Theilung zwingen. Die Theilung selbst vollzieht sich unter unmittelbarem Einfluss des zwischen die Windungen des Kernfadens oder dessen Segmente eindringenden Cyto-Idioplasma. Eine Verschmelzung irgend welcher Theile des Cytoplasma mit dem Kernfaden findet aber auch bei diesem Vorgang nicht statt. Die Ernährung des Kernfadens erfolgt, während derselbe in der Kernhöhle, vom Kernsaft umspült, eingeschlossen liegt. Das Cytoplasma liefert die gelösten Nahrungsstoffe.

Es ist anzunehmen, dass das Kernplasma während der Entwicklung eine fortschreitende Veränderung erfährt und dass dem entsprechend sein Einfluss auf das umgebende Zellplasma sich ändert. Die directe mikroskopische Wahrnehmung giebt bereits Anknüpfungspunkte, um solche Aenderungen anzunehmen. So finden wir beispielsweise in den Zellkernen aller Sporen- und Pollenmutterzellen die schon erwähnten Paranucleolen, die in anderen Zellkernen fehlen; so zeigen uns die Vorbereitungen zum Befruchtungsacte, dass bei ihrer Anlage gleiche Schwesterkerne ungleich werden können. In letzterem Falle kommen wir sogar direct zu der Ueberzeugung, dass es verschiedene Ernährungsbedingungen sind, welche diese Ungleichheit veranlassen. Diese letztere Erfahrung möchten wir verallgemeinern und auf diesem Wege Anknüpfungspunkte an den von Sachs bereits ausgesprochenen Satz gewinnen, dass jedes folgende Organ das Resultat der stoffbildenden Thätigkeit der voraus-

gehenden Organe sei.[1]) Die Zellkerne bestimmen die Entwicklung des Cytoplasma, dieses, indem es sich verändert, führt den Zellkernen veränderte Nahrungsstoffe zu und veranlasst seinerseits dessen Veränderung. Auf dieser Wechselwirkung beruht die fortschreitende Entwicklung.

Was aber überhaupt die „Entwicklung" der lebenden Substanz veranlasst, darüber lassen sich nur hypothetische Betrachtungen anstellen, da uns die directen Beobachtungen keinerlei Einblick in das Wesen dieses Vorgangs gestatten. Die Bedingung der Entwicklung ist in dem Wachsthum gegeben. Das Protoplasma hat die Fähigkeit, gelöste Nährstoffe aufzunehmen, aus ihnen neue Protoplasmamolecüle zu bilden und so seine Masse stetig zu vergrössern. Warum aber das Wachsthum in bestimmten Bahnen fortschreitet, verschiedene Anlagen nach einander zur Entwicklung bringt, um schliesslich wieder an den Ausgangspunkt der ganzen Entwicklung zu gelangen, dafür können wir zunächst die von Haeckel[2]) aufgestellte phylogenetische Erklärung anführen: dass die ontogenetische Entwicklung eine Recapitulation der phylogenetischen sei. — Der Entwicklungsvorgang selbst, wie er sich in der Ontogenie abspielt, muss aber auf unmittelbar wirkenden Ursachen beruhen. Von den Versuchen, welche gemacht worden sind, diese aufzuklären, sollen nur diejenigen von Naegeli, Pflüger und Sachs hier zur Sprache kommen.

Die Beschaffenheit des Idioplasma wird nach Naegeli[3]) durch die Zusammenordnung der kleinsten Theilchen bestimmt. Es ist wahrscheinlich, dass einer reicheren morpho-

---

[1]) Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie p. 12. Die ausführliche Begründung in: Stoff und Form der Pflanzenorgane, Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Bd. II p. 452 und 689.

[2]) Generelle Morphologie Bd. II p. 7.

[3]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre p. 25.

logischen Gliederung und grösseren Arbeitstheilung im entwickelten Zustande, auch eine zusammengesetztere Anordnung der kleinsten Idioplasmatheilchen, welche zu Schaaren niederer und höherer Abtheilungen zusammengestellt sind, entspricht, während die niedersten Organismen, die zeitlebens einfache Plasmatropfen bleiben, eines sehr wenig ausgebildeten, fast ungeordneten oder vielmehr ganz einfach geordneten Idioplasmas bedürfen. Das Idioplasma muss eine ziemlich feste Substanz darstellen,[1] in welcher die kleinsten Idioplasmatheilchen, „Micelle", durch die in dem lebenden Organismus wirksamen Kräfte keine Verschiebung erfahren, und in welcher der feste Zusammenhang bei der Vermehrung durch Einlagerung neuer Micelle die bestimmte Anordnung zu sichern vermag. Während der individuellen Entwicklungsgeschichte findet eine stetige Zunahme des Idioplasma statt. Die Veränderungen in den auf einander folgenden Stadien der individuellen Entwicklungsgeschichte und an den verschiedenen Stellen des individuellen Organismus können aber durch nichts Anderes bedingt sein, als durch die auf einander folgenden Modificationen im Idioplasma und durch die ebenfalls wechselnden Einflüsse, unter denen dasselbe seine Anlagen zur Entwicklung bringt. In Folge seiner ungleichmässigen Constitution wächst das Idioplasma nicht überall und nicht immer gleichmässig fort; sondern es finden stets Bevorzugungen statt, sei es, dass die einen Gruppen oder Dimensionen in stärkerem Maasse als die übrigen, sei es, dass dieselben in activer Weise zunehmen, indess die übrigen nur passiv, soweit es der feste Zusammenhang verlangt, folgen. Es lässt sich nun annehmen, dass immer die Anlagen derjenigen Gruppen oder Dimensionen, die sich

---

[1]) l. c. p. 27.

am lebhaftesten oder in activer Weise vermehren, zur Entwicklung gelangen, während die übrigen latent bleiben, so dass also die successive Entfaltung der Anlagen in dem entstehenden und wachsenden Individuum durch den Wechsel in den Wachsthumsprocessen des Idioplasma bedingt wäre. Dieser Wechsel aber wird mitbedingt durch die umgebenden Umstände, indem das in den Zellen bestimmter Entwicklungsstadien eingeschlossene Idioplasma die Entfaltung der dieser Situation entsprechenden Anlagen anregt. [1]) — Die Erscheinung, dass das Idioplasma während einer ganzen Reihe von Generationen in fast unbegrenztem Maasse zugenommen hat, ohne sich merkbar zu verändern, lässt nur die Erklärung zu, dass das Idioplasma in parallelen Reihen von festem Zusammenhang geordnet ist, welche durch Einlagerung von Micellen wachsen und dabei fortwährend die gleiche Zusammenordnung behalten. Dadurch bleibt die Configuration des Querschnitts unverändert, und in dieser Configuration ist die specifische Beschaffenheit des Idioplasma enthalten. Würden eine oder mehrere Längsreihen durch Störungen im Wachsthum bei loserem Zusammenhang sich theilen oder sich vereinigen, würde also die Zahl der Längsreihen beim Wachsthum zu- oder abnehmen, so wäre dadurch eine Aenderung in der Configuration des idioplasmatischen Systems und damit auch eine Veränderung in den Merkmalen verursacht. Das Constantbleiben der Merkmale durch eine Folge von Generationen verlangt, dass die Micellreihen des Systems während des ontogenetischen Wachsthums ihren strengen Parallelismus bewahren. Die Veränderung der Merkmale bei der phylogenetischen Entwicklung erfordert dagegen eine Vermehrung oder auch eine Umbildung der

---

[1]) l. c. p. 32, 33.

Micellreihen, ohne welche eine neue Anlage nicht in das idioplasmatische System sich einordnen kann.[1]) Das Idioplasma besteht also eigentlich aus strangförmigen Körpern, welche während jeder ontogenetischen Periode mit dem Wachsthum des Individuums stetig sich verlängern. Ferner müssen die Idioplasmastränge, da alle erblichen Vorgänge chemischer und plastischer Natur durch sie geregelt werden, überall im Organismus gegenwärtig sein und eine offene Communication zwischen den in verschiedenen Theilen eines Organismus befindlichen Idioplasmapartien stattfinden. Es ist daher eine kaum von der Hand zu weisende Annahme, dass das Idioplasma durch den ganzen Organismus als zusammenhängendes Netz ausgespannt sei; letzteres wird in den Zellen selbst je nach der Beschaffenheit derselben eine verschiedene Gestalt annehmen, in den grösseren Pflanzenzellen aber gewöhnlich innerhalb der Membran die Oberfläche überziehen, ferner auch häufig durch den Zellraum verlaufen und besonders auch im Kern zusammengedrängt sein! Der in Pflanzenzellen so häufig vorkommenden, netzförmigen Anordnung des Plasma und der netzförmigen Beschaffenheit der Kernsubstanz liegt wahrscheinlich das Idioplasmanetz zu Grunde.[2]) Die specifische Beschaffenheit des Idioplasma wird durch die Configuration des Querschnittes der Stränge ausgedrückt, in welcher die ganze Ontogenie mit allen ihren Eigenthümlichkeiten als Anlage enthalten sein muss.[3]) — Die Merkmale, Organe, Einrichtungen, Functionen, die uns alle nur in sehr zusammengesetzter Form wahrnehmbar sind, denkt sich Naegeli im Idioplasma in ihre wirklichen Elemente zerlegt. Das Idio-

---

[1]) l. c. p. 37, 38.
[2]) l. c. p. 41.
[3]) l. c. p. 42.

plasma bringt dann die specifische Erscheinung, wie sie jedem Organismus eigenthümlich ist, durch die erforderliche Zusammensetzung jener Elemente zu Stande.[1] „Sobald die ontogenetische Entwicklung beginnt, so werden die das erste Entwicklungsstadium bewirkenden Micellreihen im Idioplasma thätig. Das active Wachsthum dieser Reihen veranlasst zwar ein passives Wachsthum der übrigen Reihen und eine Zunahme des ganzen Idioplasma vielleicht auf ein Mehrfaches. Aber die beiden Wachsthumsintensitäten sind ungleich, und die Folge davon ist eine steigende Spannung, welche nothwendig und je nach Zahl, Anordnung und Energie der activen Reihen, früher oder später die Fortdauer des Processes zur Unmöglichkeit macht. Actives Wachsthum und Erregung gehen nur in Folge der Gleichgewichtsstörung in die nächste Anlagegruppe, welche die als Reiz wirkende Spannung am stärksten empfindet, über, und dieser Wechsel wiederholt sich, bis alle Anlagegruppen durchlaufen sind und die ontogenetische Entwicklung mit dem Stadium der Fortpflanzung auch wieder bei dem ursprünglichen Keimstadium anlangt.“[2])

Ich hoffe, dass diese Uebersicht, die vorwiegend wörtliche Auszüge der prägnantesten Stellen aus Naegeli's Darstellung bringt, genügen wird, um uns eine richtige Würdigung der Vorstellungen zu gestatten, die Naegeli sich über den Bau des Idioplasma und die Vorgänge bei der ontogenetischen und der phylogenetischen Entwicklung gebildet hat. Für die ontogenetische Entwicklung ist namentlich die am Schluss zwischen Anführungszeichen wiedergegebene Stelle bezeichnend. — Der wichtigste Vorwurf, der sich dieser Theorie wohl machen lässt, ist der,

---

[1]) l. c. p. 45.
[2]) l. c. p. 49.

dass sie den Thatsachen so wenig Rechnung trägt. Der Bau des Zellkerns würde allenfalls der Schilderung genügen, welche Naegeli von dem hypothetischen Bau des Idioplasma entwirft, keinenfalls aber derjenige des Cytoplasma. Und auch das feste Gefüge des Kernfadens verlangt, wie wir noch sehen werden, eine andere Erklärung. Als werthvolle Errungenschaft der Naegeli'schen Theorie bleibt die klare Aufstellung der Begriffe des Idioplasma und die Erklärung der Entwicklung der Anlagen nicht aus vorgebildeten Keimchen, sondern aus dem molecularen Bau des Idioplasma und aus den Veränderungen, welche dasselbe beim Wachsthum erfährt, durch die wechselnden Einflüsse, unter denen es seine Anlagen zur Entfaltung bringt.

Pflüger's Ansichten über die Ursachen der Ontogenie sind vornehmlich aus dessen Abhandlung „über den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo“ [1]) zu schöpfen. Pflüger schreibt: [2]) „Wie ein Krystallstäubchen, das in ein riesiges, mit gesättigter Lösung gefülltes Gefäss fällt, zu einem grossen, regelmässigen Körper sich heranbildet, weil die bereits geordneten Theilchen die aus der Lösung angezogenen Molecüle ebenfalls wieder ordnen und in den festen Aggregatzustand überführen, so wächst der winzige Keim, eine vielleicht selbst mit dem Mikroskop nicht sichtbare, organisirte Molecülgruppe des Eies, in dem Ei zum normalen Organismus aus. Freilich sind hier wie dort die ordnenden Kräfte sehr verschieden.“ „Am meisten Licht verbreitet die Wiederbildung verlorener Gliedmassen. Wir schneiden dem Salamander einen Finger ab, es wächst ein neuer

[1]) Archiv f. Physiologie Bd. XXXII p. 1.

[2]) l. c. p. 65.

Finger; wir entfernen die Hand, ja den ganzen Arm oder das Bein, oder den Unterkiefer oder die Kieme, es entstehen auf's Neue Hand und Arm und Bein und Unterkiefer und Kieme.“ „Wenn immer das ersetzt wird, was verloren ging, so ist es klar, dass das wieder neu erzeugte Glied nicht aus einem präexistirenden Keim des Gliedes entstand. Die Wundfläche des Armstumpfes hat Nährmaterial angezogen und die Molecüle desselben organisirt zu einem Arme. Die ordnende Kraft ist aber eine Molecularkraft, die von der lebendigen Substanz des Stumpfes aus nicht in die Ferne wirken kann, sondern nur dadurch, dass sie die in die Activitätssphäre ihrer Molecüle gerathenden Nährmolecüle anzieht, an bestimmte Orte treibt und so gleichsam eine neue lebendige Schicht auf sich niederschlägt. Wie nun diese neue Schicht organisirt ist, hängt offenbar von dem Gesetz der Organisation, d. h. von der Molecularanordnung und dem chemischen Zustande in der Oberfläche ab, auf welche sich jene Schicht absetzt. Es ist der Zustand dieser Schicht mit einem Worte die mathematisch nothwendige Folge des Zustandes jener älteren generirenden Schicht. Weil aber bei der embryonalen Entwicklung diese letztere Schicht auch schon da war, ehe die heute neu erzeugte entstand, so musste diese damals genau so entstehen, wie sie jetzt zum zweiten Mal entstand. So baut sich Schicht auf Schicht, die jüngere stets das Kind der älteren, bis das Organ wieder ersetzt ist. Der Grund der Wiederersetzung liegt also darin, dass die wunde Fläche des Armstumpfes so arbeitet, wie sie es immer thut, auf die Molecüle der an sie grenzenden Schicht richtend, ordnend, organisatorisch wirkend, weshalb jedes Nährstofftheilchen, das in den Bereich derselben geräth, sofort sich einfügt dem von ihr vorgeschriebenen Gesetz.“

„So begreift man, warum aus dem Ei ein Organismus entsteht, der dem der Eltern gleicht, und warum das Kind Molecülgruppen erzeugt, identisch denen, aus welchen es selbst entstand.“ [1]) — So denkt sich Pflüger,[2]) dass das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres besitze. Dass aus dem Keime immer dasselbe entsteht, kommt daher, dass er immer unter dieselben äusseren Bedingungen gebracht ist.

In einem wichtigen Punkte stimmen Naegeli's und Pflüger's, vor den Naegeli'schen bereits publicirte Ansichten überein, dass sie nämlich nicht präexistirende Keimchen im Organismus annehmen, vielmehr jeden folgenden Zustand aus dem molecularen Bau des vorausgehenden und aus den veränderten Bedingungen der Entwicklung erklären.

Hier schliessen sich auch meine Vorstellungen über die unmittelbar wirkenden Ursachen der Ontogenie an. Die Reihenfolge dieser Ursachen ist phylogenetisch bedingt worden, jetzt gehen sie in der Ontogenie mit Nothwendigkeit auseinander hervor, weil jeder Zustand unter den gegebenen Verhältnissen den nächst folgenden setzt. Die Möglichkeit der Entwicklung der organisirten Körper beruht auf dem Wachsthum; dieses Wachsthum findet aber in bestimmten Richtungen statt, weil der moleculare Aufbau der von den Eltern übernommenen Substanz dasselbe in bestimmte Bahnen zwingt. Die eingeleitete Entwicklung schafft fort und fort neue Zustände, welche nothwendig bestimmte Anlagen bedingen. — Für das Fehlen vorgebildeter Keimchen in dem Cyto-Idioplasma des Eies für die Gleichwerthigkeit dieses Cyto-Idioplasma scheinen mir besonders beweisend gewisse

---

[1]) l. c. p. 68.
[2]) l. c. p. 64.

Beobachtungen von Fol,[1]) welche zeigen, dass aus Eiern, in welche eine grössere Anzahl von Spermatozoiden eingedrungen ist, unter Umständen eine entsprechende Anzahl von Embryonen sich entwickeln kann. Wenn schlecht gereifte, zu reife oder alterirte Eier von Seesternen oder Seeigeln befruchtet werden, können mehrere Spermatozoiden in jedes Ei eindringen. Treten zahlreiche Spermatozoiden in das Ei ein, so copuliren sich einige mit dem Eikern, die andern bleiben frei. Dringen die Spermatozoiden zu einer Zeit ein, wo der Eikern, nach Bildung des zweiten Richtungskörpers, noch aus getrennten Kernfaden-Segmenten besteht, so gehen letztere, statt sich zu vereinigen, aus einander und copuliren mit den zwei bis drei nächsten Spermakernen. Das Eiplasma enthält dann mehrere Spermakerne und mehrere Keimkerne, die aber nur Abschnitte des Eikerns enthalten. Tritt nun der Augenblick der ersten Furchung ein, so theilen sich nicht nur der Keimkern, respective die Keimkerne, sondern auch die Spermakerne, wenn auch letztere mit weniger Regelmässigkeit. Das Eiplasma sucht sich in so viel Kügelchen zu zerlegen, als er Kerne führt. Diese Kügelchen theilen sich dichotomisch und ordnen in continuirlicher Schicht nun eine grosse, centrale Höhlung an. Die Oberfläche bedeckt sich mit Cilien und die, wenn auch unregelmässige „Planula“ beginnt zu schwimmen. Weiterhin erhalten diese monströsen Larven mehrere Vertiefungen statt einer und bilden so statt einer einzigen Gastraea eine Polygastraea. Hierauf gehen diese Larven zu Grunde. — Es sind hier somit aus der Substanz eines Eies eine ganze Anzahl von Anlagen entstanden; dass dieselben auch um unbefruchtete Spermakerne sich

---

[1]) Recherches sur la Fécondation etc. p. 116 ff., 197 ff.

bilden konnten, ist auffallend und soll später noch einmal zur Sprache gebracht werden.

Unter den gegebenen inneren Bedingungen folgen, durch den molecularen Aufbau der lebenden Substanz bedingt, die Entwicklungszustände nothwendig auf einander. Eine Aenderung der inneren Bedingungen beeinflusst entsprechend die Entwicklungsfolge und veranlasst auch Wiederholungen, selbst rückläufige Schritte. Ein prägnantes Beispiel letzterer Art bietet uns die Bildung der Adventivkeime bei verschiedenen Angiospermen. Nucellarzellen, die rein vegetative Natur haben, wachsen bei diesen Pflanzen in den Embryosack hinein und kommen so in die Ernährungsbedingungen, denen der werdende Keim sonst nur unterworfen ist. Diese Bedingungen genügen, um den zunächst ganz formlosen Auswuchs während seines weiteren Wachsthums in ein Gebilde umzuprägen, das sich in nichts von einem, aus dem befruchteten Ei hervorgegangenen Keime unterscheidet. Diese Adventivkeime kommen bei angiospermen Pflanzen aus den verschiedensten Familien vor. Die starke Ernährung der Samenknospe, welche in Folge der Befruchtung (nur bei Caelobogyne ohne Befruchtung) eintritt, mag in den Nucellarzellen eine Neigung zu Wucherungen hervorrufen. Sobald aber eine solche Wucherung in den Embryosack hinein erfolgt, dann findet, wie das gleichmässige Verhalten so verschiedener Pflanzen zeigt, stets die Umbildung der Anlage zu einem Keime statt. — Das, was hier ein gewissermassen zufälliges Hineinwachsen der Anlage in den Embryosack bedingt, das ruft in dem Verlauf der Entwicklung das Zusammenwirken der bestimmten Molecularstructur mit der durch den vorausgehenden Zustand gelieferten Nahrung zusammen. — So gelangen wir auch hier wieder in Uebereinstimmung mit

der von Sachs ausgesprochenen Ansicht: die ersten Organe der Keimpflanze entstehen aus Stoffen oder chemischen Verbindungen, welche die Mutterpflanze erzeugt und ihnen mitgegeben hat; die späteren nach der Keimung auftretenden Organe, Sprosstheile, Wurzeln u. s. w. aber bilden sich aus den Substanzen, welche die Keimorgane von aussen aufgenommen und dann der specifischen Natur der Pflanze entsprechend weiter verändert haben; jedes folgende Organ ist das Resultat der stoffbildenden Thätigkeit der vorausgehenden Organe.[1]) — Der Mangel bestimmter Organe wirkt als Reiz auf den Organismus ein und veranlasst ihn Stoffe zu erzeugen, welche zur Bildung der betreffenden Organe führen.[2]) Die Entfernung der peripherischen Gewebeschichten bei einer Pflanze ruft das Bedürfniss nach äusserem Schutz hervor und veranlasst die Bildung von Korkgewebe. — Durch Verdunklung eng umschriebener Stellen des Pflanzenkörpers kann andererseits in vielen Fällen, bei hinreichender Feuchtigkeit und Wärme, die Bildung von Adventivwurzeln veranlasst werden. — Diese Reactionsfähigkeiten, die nicht mehr im Dienste einzelner Zellen, sondern des ganzen pflanzlichen Organismus stehen, sind nur durch einheitliche Wirksamkeit des letzteren möglich. So hat sich auch in der That nachweisen lassen, dass die Protoplasten der Pflanze durch Fortsätze zusammenhängen. Diese Fortsätze bestehen aus Cyto-Idioplasma, das somit ein zusammenhängendes Netzwerk durch den ganzen Organismus bildet. Diese Cyto-Idioplasmafortsätze gehen allem Anscheine nach aus den Verbindungsfäden bei der Zelltheilung hervor. Die Uebertragung der Reize erfolgt wohl nur auf dynamischem Wege, eine Ansicht, für die sich

---

[1]) Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie p. 12.

[2]) Naegeli l. c. p. 162.

auch Schmitz [1]) und Naegeli [2]) ausgesprochen haben. Eine Wanderung von Cytoplasma durch die Wandung ist dadurch nicht ausgeschlossen, wie das nicht seltene Vorhandensein von Cytoplasma in den Intercellularen lehrt. Auch die Secrete werden wohl oft aus auswanderndem Cytoplasma erst an den Bestimmungsorten gebildet. Mit der Uebertragung der Reize von Zelle zu Zelle haben aber diese Vorgänge nichts zu thun und werden im Allgemeinen wohl nur gelöste Stoffe von Zelle zu Zelle geführt. Ein Fortrücken des Cytoplasma in den Vegetationspunkten der Pflanzen kann ich nicht mehr annehmen.

Wie ich zu zeigen bemüht war, sind es die Zellkerne, welche die specifische Entwicklungsrichtung in den Organismen bestimmen. Das nutritive Cytoplasma assimilirt, der Zellkern beherrscht den Stoffwechsel, wodurch die assimilirten Substanzen eine bestimmte Zusammensetzung erhalten und das Cyto-Idioplasma sowie das Nucleo-Idioplasma in bestimmter Weise ernähren. Dadurch tritt das Cytoplasma in Gestaltungsvorgänge ein, welche die specifische Form des betreffenden Organismus bedingen. Diese Formgestaltung des Cyto-Idioplasma steht unter dem regulirenden Einfluss der Zellkerne. Der Einfluss der Zellkerne auf die Gestaltung wird uns in den Vegetationspunkten der Pflanzen durch das massige Auftreten der Zellkerne gewissermassen vordemonstrirt. Diese Substanz der Vegetationspunkte hat Sachs [3]) mit Recht als embryonale Substanz bezeichnet und auch schon hervorgehoben, wie

---

[1]) Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen p. 8 Anm. 2.

[2]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre p. 58.

[3]) Stoff und Form der Pflanzenorgane, Arb. d. bot Inst. in Würzburg, Bd. II. p. 714.

enorm im Verhältniss der von den Kernen eingenommene Raum in diesen embryonalen Zellen ist. In ausgewachsenen Gewebezellen, welche ihre Gestaltung vollendet haben, kommt, im Verhältniss zu der Grösse dieser Zellen, die Masse der Zellkerne kaum mehr in Betracht, während in den Vegetationspunkten die Zellen von ihren Zellkernen fast ausgefüllt werden. Sachs weist daher schon auf die Möglichkeit hin, dass die Vegetationspunkte ihre Gestaltungsfähigkeit der Kernsubstanz verdanken.[1])

Die Erscheinung, dass die Organismen, am Schlusse ihrer Entwicklung angelangt, wieder zu dem Anfangsstadium zurückkehren, das heisst Keimzellen produciren, verlangt zunächst auch eine phylogenetische Deutung. Ich möchte hier an die Gesichtspunkte anknüpfen, durch welche Naegeli bei der Betrachtung der phylogenetischen Entwicklungsgesetze des Pflanzenreiches sich leiten lässt. Durch die Vervollkommnungsbewegung, welche Naegeli in die phylogenetische Entwicklung der organischen Reiche einführt und in genialer Weise begründet, wird das idioplasmatische System stetig complicirter. Die Entwicklungsgeschichte verlängert sich demgemäss und der Organismus wird an Organen reicher. Der Fortschritt von einer Stufe zur nächstfolgenden wird aber im Allgemeinen dadurch bedingt, dass: „die allerletzte Anlage der Ontogenie, welche die Ablösung der Keime bedingt, auf der höheren Stufe um eine oder mehrere Zellgenerationen später eintritt.“ „Die allerletzte Anlage, welche die Ablösung der Keime bedingt, bleibt hierbei die nämliche und es wird nur unmittelbar vor derselben die Reihe der Entfaltungen verlängert.“[2])

---

[1]) l. c. p. 716.

[2]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, p. 355, 356.

Leitet man somit die vielzelligen Organismen von den einzelligen und dann mehrzelligen ab, so ist es klar, dass bei Einschaltung auch noch so vieler Anlagen vor die einzelligen Keime diese am Schluss der Entwicklung erhalten bleiben. Nach dieser Vorstellung durchläuft somit das Idioplasma in der Ontogenie die ganze phylogenetisch bedingte Reihe von Veränderungen, die am Schlusse der Entwicklung mit derselben Nothwendigkeit, welche die Aufeinanderfolge der übrigen Anlagen bestimmte, zu den einzelligen Keimen führt.

Dieser Anschauung, welche durch eine Reihe von Veränderungen das Idioplasma wieder an den Ausgangspunkt der Entwicklung führt, ist eine andere entgegenzustellen, welche, von Nussbaum und Weismann begründet, eine intacte Erhaltung der Keimsubstanz im Laufe der Ontogenie behauptet. Die für die Keimzellen des Thieres bestimmten Substanzen sollen von den übrigen Substanzen des Körpers frühzeitig geschieden werden oder die Zellen des Körpers unverändert passiren, um sich in den Keimzellen wieder zu sammeln. Es sei, in einem Worte, eine Continuität der Keimsubstanz gegeben, oder, wie sich Nussbaum[1]) ausdrückt: „es stellen die Geschlechtszellen der höheren Thiere den continuirlichen Grundstock der Art dar, von dem die einzelnen Individuen nach kurzem Bestehen, wie die Blätter eines Baumes, welkend abfallen.“ „Es sprechen,“ meint Nussbaum, „einige Beobachtungen dafür, dass die Geschlechtsdrüsen vor der Keimblattbildung angelegt werden, und bis jetzt keine Beobachtung dagegen, dass es nicht bei allen Thieren so sein könne, wenn auch nicht in allen Fällen der Beweis hierfür zu erbringen ist.“[2]) „Nach der Abspaltung

[1]) Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVIII p. 112; Zool. Anzeiger 1880 p. 502; Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII p. 183.

[2]) Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII p. 188.

der Geschlechtszellen aus dem Zellenmaterial des gefurchten Eies sind die Conti des Individuums und der Art völlig getrennt, die Geschlechtszellen haben an dem Aufbau der Gewebe des Individuums keinen Antheil und aus dem Zellenmaterial des Individuums geht keine einzige Ei- und Samenzelle hervor.“ [1]) — Uebereinstimmend hiermit tritt Weismann [2]) für die Continuität der Substanz der Keimzelle ein. Die Substanz der Keimzellen ist unsterblich, der Körperzellen vergänglich. „In der Keimzelle sind beiderlei Plasma-Arten potentiv enthalten und trennen sich nur nach dem Eintritt der embryonalen Entwicklung, früher oder später, in Form gesonderter Zellen von einander.“ [3]) „Wie wir allen Plasma-Molekülen,“ schreibt Weismann, [4]) „die Fähigkeit zu wachsen, d. h. Nahrungsstoffe zu assimiliren und sich durch Theilung zu vermehren, theoretisch zuerkennen müssen, wollen wir anders das Wachsthum und die Vermehrung der Zellen begreifen, so werden auch die Moleküle des Keimplasmas unter günstigen Ernährungsbedingungen wachsen und sich vermehren können, ohne dass also dadurch die Vererbungstendenzen, deren Träger sie sind, geändert würden. Es wäre deshalb ganz wohl denkbar, dass die Keimzellen sich erst sehr spät von den Körperzellen trennen, und ich glaube in der That Fälle zu kennen, in denen diese Trennung nicht nur bis nach der völligen Ausbildung des dem Keim entstammenden Thieres verschoben ist, sondern sogar noch einige ganze Generationen weiter bis in die Knospensprösslinge jenes ersten Individuums.“ In seiner Abhandlung über die Entstehung der

---

[1]) l. c. p. 191.

[2]) Ueber die Vererbung. Jena 1883.

[3]) l. c. p. 7.

[4]) Ebendas.

Sexualzellen bei den Hydromedusen [1]) sucht Weismann nämlich auch für diese den Nachweis einer „vollkommenen Continuität des Keimplasma durch die Generationen hindurch“ zu führen. Denn alle bei den Hydromedusen beobachteten Verschiebungen der Keimstätte geschehen nur Schritt vor Schritt, niemals sprungweise, und selbst die Verlegung der Keimstätte von der einen (ektodermalen) Seite der Stützlamelle auf die andere (die entodermale) geschieht nicht dadurch, dass die Fähigkeit sich zu Geschlechtszellen zu differenziren von jenen Ektodermzellen auf Entodermzellen übergegangen wäre, sondern vielmehr dadurch, dass jene Ektodermzellen, welche sich früher im Ektoderm selbst zu Geschlechtszellen umwandelten, jetzt durch die Stützlamelle in's Entoderm einwandern und dort erst zu Keimzellen werden. Dieses lässt, meint Weismann, keine andere Deutung zu, als dass vom Ei her nur ganz bestimmte Zellen und Zellgenerationen die Bedingungen enthalten, welche zur Differenzirung von Geschlechtszellen nothwendig sind und dass ein Theil des Keimplasma der sich furchenden Eizelle unverändert bleibt, um in früheren oder späteren Zellgenerationen des sich entwickelnden neuen Individuums oder seiner Nachkommen die Grundlage zur Bildung neuer Keimzellen abzugeben. Eine Anzahl von Molecülgruppen des Keimplasma muss unverändert bleiben und, bestimmten somatischen Zellen (hier des Ektoderms) beigemischt, sich durch sehr zahlreiche Zellgenerationen hinziehen, um dann im Innern bestimmter Ektodermzellen in die Anlage einer Meduse zu gelangen, schliesslich in gewisse Ektodermzellen des Manubriums dieser Meduse, um dort durch Vermehrung zu Urkeimzellen und schliesslich zu Keimzellen zu werden. Die

[1]) Jena 1883, vergl. auch Biolog. Centralbl. Bd. IV p. 12.

Annahme solcher direct nicht nachweisbarer Molecülgruppen in bestimmten somatischen Zellen und Zellenfolgen scheint Weismann nach den bei den Hydromedusen vorliegenden Thatsachen unabweisbar. Wäre nämlich nicht schon vom Ei her durch alle Zellgenerationen hindurch, bis zur Medusenknospe hin, Keimplasma in feinster und daher nicht wahrnehmbarer Vertheilung in gewissen somatischen Zellen enthalten, so liesse sich nicht absehen, warum die Bildung von Geschlechtszellen schliesslich an ein bestimmtes Keimblatt, an eine ganz bestimmte Stelle gebunden sein sollte, und noch weniger, warum jede kleinste phyletische Verschiebung dieser Keimstätte von einem Keimblatt in's andere nur durch wirkliche Zellwanderung sich vollziehen könnte.

Die Vorgänge bei höheren Pflanzen sollen nach Weismann [1]) mit denjenigen bei Hydromedusen zu vergleichen sein. Diesem Vergleiche stehen aber, wie ich meine, wesentliche Schwierigkeiten entgegen. Bei den Hydromedusen sollen es bestimmte Zellen und Zellenfolgen sein, welche diese Molecülgruppen des Keimplasma führen, bei den Pflanzen müsste sämmtlichen Zellen des Körpers diese Führung zufallen, wodurch gerade derjenige Beweis hinfällig wird, den Weismann aus der Führung durch bestimmte Zellgruppen schöpft. Man kann bekanntlich viele Pflanzen durch Rhizomstücke, Wurzelstücke, ja selbst Blätter vermehren. So gewonnene Pflanzen blühen schliesslich und fructificiren und erzeugen aus Samen wieder Ihresgleichen. Aus abgeschnittenen, auf feuchten Sand gelegten Begonienblättern ist es leicht, neue Pflanzen zu erziehen, und doch hätten keinesfalls in dem normalen Verlauf der Ontogenie die Molecüle des Keimplasma das Blatt zu passiren gehabt,

[1]) Biol. Centralbl. Bd. IV. p. 28.

sie müssten daher im Blattgewebe fehlen. Da somit auch aus dem Blatte die Erziehung einer blühenden und fructificirenden Pflanze möglich ist, so beweist dies unwiderleglich, dass es besondere, Keimsubstanz führende Zellen in der Pflanze nicht giebt. Sind nicht alle Zellen eines Pflanzenkörpers befähigt denselben zu reproduciren, so liegt dies nur daran, dass sie durch Anpassung an besondere Functionen oder in Folge von Alterschwäche ihre Entwicklungsfähigkeit eingebüsst haben. — Da es sich um allgemeine Eigenschaften der lebenden Substanz handelt, so dürften dieselben in gleichem Maasse für Thiere wie für Pflanzen gelten. Der scheinbare Unterschied ist auf den Umstand zurückzuführen, dass die Arbeitstheilung im thierischen Körper viel weiter gediehen ist und während der embryonalen Entwicklung bereits vollzogen wird, so dass nur noch bestimmte Zellreihen nach den Geschlechtsproducten führen können.

Die „Molecülgruppen von Keimplasma", welche, unverändert den somatischen Zellen beigemischt, durch Vermittlung dieser, bis zu den Keimzellen gelangen sollten, müssten nicht nur im Cyto-Idioplasma, sondern auch im Nucleo-Idioplasma vertreten sein. Da nun aber der Keimkern und seine Nachkommen stets je zwei völlig gleiche Tochterkerne liefern, so wäre zwar denkbar, dass durch Kerntheilung bestimmte Molecülgruppen unverändert in der sich sonst verändernden Kernsubstanz erhalten, durch den ganzen Organismus gleichmässig vertheilt würden, nicht aber, dass ihre Führung nur auf bestimmten Wegen erfolgen sollte.

In Fällen von Generationswechsel führt uns die Theorie der Molecülgruppen von Keimplasma auf ganz complicirte Vorstellungen, während sich andererseits der Generations-

wechsel ungezwungen von demselben Standpunkt aus betrachten lässt, den wir bei der Behandlung der ontogenetischen Entwicklung eingenommen hatten. Ist nämlich die einfache Ontogenie von einer einzigen Generation, so ist die Ontogenie mit Generationswechsel von mehreren Generationen wenigzelliger Organismen phylogenetisch ausgegangen. In zwei auf einander folgende Generationen wenigzelliger Organismen sind während der Phylogenie vor den Keimzellen neue und zwar ungleiche Anlagen eingeschaltet worden, und nur am Schlusse einer dieser Generationen haben sich die Keimzellen geschlechtlich differenzirt. Auf diese Weise konnte ein solcher Generationswechsel wie bei den Farnen zu Stande kommen. Aus der Zusammenziehung und der theilweisen Reduction der beiden Generationen der Farne während der Phylogenie ist dann wieder die einzige Ontogenie der Phanerogamen hervorgegangen, welche zeigt, wie ein Generationswechsel auch wieder verloren gehen kann. — Die hier für die Entstehung des Generationswechsels entwickelten Gesichtspunkte schliessen im Allgemeinen an Naegeli an, ohne ihm überall zu folgen.[1]) Auch griff ich zur Erläuterung meiner Ansichten nur eine Möglichkeit heraus, ohne das Problem hier weiter verfolgen zu wollen.

Für die Behauptung, dass das Idioplasma der generativen Zellkerne und Zellen nicht unverändert den Organismus passire, vielmehr aus dem veränderten Idioplasma, durch rückläufige Entwicklung, wieder erzeugt werde, spricht bei Pflanzen bereits die directe Beobachtung. Denn es gehen augenscheinlich in den Zellen und Zellkernen, welche die Geschlechtsproducte bilden sollen, bestimmte Verände-

---

[1]) Vergl. Naegeli, mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, vornehmlich p. 449 ff.

rungen vor sich. Diese Veränderungen führen dahin, dass die Substanz der generativen Zellen und Zellkerne auf denjenigen Zustand zurückkehrt, den sie zu Beginn der ontogenetischen Entwicklung besass. Anzunehmen ist jedenfalls, dass diese rückläufige Umbildung auch von dem Cytoplasma der generativen Zellen durchlaufen werde, da wohl nur so die nothwendigen Bedingungen für die entsprechende Ernährung des Spermakerns und des Eikerns herzustellen sein dürften. Die Vorbereitung der generativen Zellkerne muss weiter noch darauf beruhen, dass ihr Idioplasma auf die Hälfte derjenigen Masse reducirt werde, welche der Keimkern besass. Hierzu scheinen, wie die Entwicklungsvorgänge bei der Bildung der vegetativen Zellen und der Richtungskörper lehren, oft mehrere Theilungsschritte nothwendig zu sein. Diese Theilungsschritte führen zur Reduction der im Keimkern bereits in doppelter Quantität vorhandenen, im Laufe der Ontogenie eventuell noch vermehrten Substanz des Kernfadens, während dieser Kernfaden gleichzeitig durch entsprechende Ernährung nur auf ein bestimmtes Maass wieder ergänzt und entsprechend verändert wird. Aus dem Cytoplasma selbst werden durch ungleichwerthige Theilung und directe Ausstossung oft in auffälligster Weise Substanztheile entfernt, hierdurch jedenfalls erst die Rückkehr dieses Cytoplasma auf die Keimstadien ermöglicht und dasselbe zu entsprechender Ernährung der generativen Zellkerne befähigt.

Wie bei Vorbereitung der generativen Zellkerne, sehen wir, allem Anschein nach, auch bei Anlage der Pollenkörner und Sporen noch eine Ausstossung und zwar diesmal aus dem Zellkern selbst erfolgen. Diese Ausstossung wird uns jetzt erst nach Betrachtung des Generations-

wechsels verständlich. Bei der Bildung der Pollenkörner und Sporen, welche eine Generation abschliessen, gilt es nämlich auch, die Zellkerne auf den embryonalen Zustand zurückzuführen, und damit sind wiederum sichtbare Substanzausstossungen verbunden. In diesem Sinne lassen sich in der That die Ausstossungen der Paranucleolen mit der Ausstossung gewisser Substanztheile aus den „Keimbläschen" thierischer Eier vergleichen, nur dass eben die letzteren eine geschlechtlich differenzirte Generation abschliessen.

Dass mit fortschreitender Entwicklung das Nucleo-Idioplasma und das Cyto-Idioplasma ihre Eigenschaften verändern, das zeigen auch besonders schön die von Pflüger[1]) bereits in diesem Sinne herangezogenen Regenerationserscheinungen. Denn damit hängt es jedenfalls zusammen, dass bei Salamandra nach Entfernung eines Fingers, einer Hand, eines Armes, eines Beines, des Unterkiefers oder der Kieme sich die entsprechenden Theile wieder bilden. Die Eigenschaften der an den betreffenden Stellen vertretenen Zellkerne und Cytoplasma-Massen bestimmen eben die Art der Bildung. Doch kann, und zwar besonders auffällig bei Pflanzen, auch ein anderes Gebilde als das beseitigte sich zeigen, falls durch den ausgeübten Reiz die Ernährungsbedingungen an der Wundfläche verändert werden und der Entwicklung der angrenzenden Protoplasten eine andere Richtung geben. So tritt bei Verwundung der Pflanzen nicht eine Regeneration der entfernten Gewebe, sondern Korkbildung ein. In den pflanzlichen Protoplasten veranlassen veränderte Bedingungen auch ganz besonders leicht eine Rückkehr zu den embryonalen Zuständen, so bei Bildung von Adventivkeimen aus den Nucellarzellen, so auch

---

[1]) Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. XXXII p. 65.

bei Bildung von Adventivknospen aus älteren Gewebezellen.

Für die Annahme, dass die generativen Zellkerne relativ arm an Nucleo-Idioplasma sind, giebt die Beobachtung insofern Anhaltepunkte, als sie zeigt, dass diese Zellkerne sich meist durch hochgradige Tinctionsfähigkeit, die ein Ueberwiegen des nutritiven Nucleoplasma anzeigt, auszeichnen. Da das Nucleo-Idioplasma das active Gestaltungsplasma der Zellkerne vorstellt, so ist es auch erklärlich, warum die generativen Zellkerne nicht zur Theilung neigen, wenn auch, wie wir sahen, die Möglichkeit einer solchen nicht ganz ausgeschlossen ist. Man könnte freilich meinen, dass in Fällen, wo, wie in den Pollenkörnern der Angiospermen, eine Theilung des generativen Zellkerns in zwei, respective selbst in vier gleiche Theile, constant erfolgt, durch diesen Vorgang erst das Nucleo-Idioplasma auf das richtige Mass herabgesetzt wird.

Während die Erscheinungen der Vererbung verlangen, dass im Spermakern und Eikern gleiche Mengen von Idioplasma vertreten seien, lassen sie es durchaus zu, dass die Menge von Nahrungsplasma in beiden verschieden sei. So könnten denn auch die beiden sich copulirenden Zellkerne ungleiche Grösse besitzen. Das ist beispielsweise bei Coniferen der Fall, wo der Spermakern bedeutend dem Eikern an Grösse nachsteht. Im Allgemeinen sind aber die copulirenden Zellkerne fast völlig gleich. Betrachten wir jetzt ihren Inhalt näher, so finden wir, dass etwa vorhandene Unterschiede sich auf die verschiedene Grösse der Kernkörperchen beschränken. Bei Coniferen ist es auch nur die Menge der im Kernsaft angehäuften Nahrungsstoffe, welches die beiden Kerne unterscheidet. Die in Gestalt von Mikrosomen in den Kernfäden copulirender Zellkerne vertretenen

Nährstoffe verhalten sich hingegen, soweit die Beobachtung reicht, in allen Fällen gleich, wonach der Schluss gerechtfertigt erscheint, dass das Idioplasma in nächster Abhängigkeit von dieser Mikrosomensubstanz steht. Eine solche Abhängigkeit wird ja auch durch die Thatsache erwiesen, dass bei jedem Theilungsschritt die Mikrosomenscheiben eben so sorgfältig wie die hyaloplasmatischen Bestandtheile des Kernfadens halbirt werden.

Auf die Continuität des Keimplasma gründet Weismann seine Hypothese von dem Entwicklungsgang der organischen Welt, die auf primären Keimes-Abänderungen beruhen soll.[1]) Im wahren Sinne erworbene Abänderungen kommen nach Weismann bei dem Entwicklungsgang der organischen Welt überhaupt nicht vor, alle Abänderungen gehen vielmehr aus solchen primären Keimes-Abänderungen hervor. Die Veränderungen der Keimzellen müssen aber auf die folgenden Generationen von Organismen übertragen werden, da ja deren Keimplasma nur Stücke des früheren darstellt. Die aus solchen veränderten Keimzellen entwickelten Organismen müssen sich dann auch ihrerseits verändert zeigen. Die Vererbung der durch die Körperzellen erworbenen Eigenschaften sei aber durchaus nicht erwiesen, sie wäre auch dort, wo eine frühzeitige Trennung der Keimzellen von den Körperzellen erfolgt, schwer zu begreifen. Weismann sucht im Einzelnen nachzuweisen, dass vorhandene Angaben über Vererbung erworbener Eigenschaften entweder unbegründet sind, oder sich aus Veränderungen des Keimplasma erklären lassen und dass thatsächlich sehr viel erworbene Eigenschaften nicht vererbt werden. Die Keimvariationen selbst möchte Weis-

---

[1]) Ueber die Vererbung p. 14 ff.

mann [1]) in letzter Instanz auf die verschiedenartigen äusseren Einflüsse zurückführen, welche den Keim vor dem Beginn der Embryonalentwicklung treffen können. Damit wäre, nach Weismann, „auch dem fertigen Organismus der ihm gebührende Einfluss auf die phyletische Entwicklung seiner Descendentenreihen eingeräumt, denn die Keimzellen sind in ihm gelegen und die äusseren Einflüsse, von welchen sie betroffen werden können, sind wesentlich durch Zustände des Organismus bedingt, welcher sie birgt.“ Es sei auch denkbar, dass diese Einflüsse noch specialisirter, d. h. auf einzelne Theile der Keimzellen einwirken. Das, meint Weismann, ist aber ganz etwas Anderes, als wenn man glauben sollte, der Organismus vermöge Veränderungen, welche durch äussere Einflüsse an ihm hervorgerufen werden, derart auf die Keimzellen zu übertragen, dass sie in dem kommenden Geschlecht zu derselben Zeit und an derselben Stelle wie im elterlichen Organismus sich entwickeln sollten.

Die von Weismann aufgestellten Gesichtspunkte lassen sich thatsächlich auch mit den von mir entwickelten Anschauungen in Einklang bringen, nur dass ich an Stelle der Keimsubstanz die Zellkerne setzen muss und diese nicht unverändert, sondern sich verändernd und am Schlusse der Entwicklung zu dem Keimstadium zurückkehrend den elterlichen Organismus passiren lasse. Auf diese Zellkerne, welche ihren durch die Phylogenie fixirten Entwicklungsgang im Individuum durchmachen, wirkt das Idio-Cytoplasma ein, doch ohne sie merklich verändern zu können. Für die Constanz der Species-Charaktere ist es eben von grösster Bedeutung, dass die Cytoplasmafäden nicht direct in die Kernsubstanz übergehen, letztere vielmehr für sich

---

[1]) l. c. p. 57.

abgeschlossen ist. So erfüllt die Kernsubstanz in gewissem Sinne wirklich die Bedingungen, welche Weismann von der Keimsubstanz fordert: sie geht von dem Körperplasma getrennt durch den Organismus. Es machen sich vom Cytoplasma aus nur dynamische Einflüsse auf die Kernsubstanz geltend und diese sind, wie die Resultate lehren, fast ohnmächtig den specifischen Eigenschaften der Zellkerne gegenüber. Die individuell erworbenen Eigenschaften bleiben an das Idio-Cytoplasma gebunden und werden nur mit diesem übertragen, so bei Pflanzen durch Veredlung. Die geringe Menge von Cyto-Idioplasma, die im Eiplasma vertreten ist, steht zu sehr unter dem Einfluss der Kernsubstanz, um ihre individuellen Regungen zur Geltung bringen zu können. Wahrscheinlich ist mir ausserdem, dass durch die Abgrenzungen und Abscheidungen, welche mit der Vorbereitung der generativen Zellen, d. h. ihrer Rückkehr zum Keimstadium verbunden sind, das Cytoplasma von seinen, während der Ontogenie neu erworbenen Elementen befreit wird.

Mit Recht hat Weismann auf die übertriebene Bedeutung hingewiesen, welche den individuell erworbenen Eigenschaften beigelegt werden. Zu gleicher Zeit sprach sich in demselben Sinne Pflüger aus, welcher betont, es sei ihm keine Thatsache bekannt, welche die Vererbung erworbener Eigenschaften beweise.[1]) Dieselbe Auffassung vertritt Naegeli in seinem grossen Werke.[2]) Die Ursachen der Veränderung des Organismus sucht er unabhängig von den äusseren Einflüssen in inneren Ursachen. Diese inneren Ursachen, welche die stete Veränderung des Idioplasma

---

[1]) Ueber den Einfluss der Schwerkraft etc. Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. XXXII p. 68.

[2]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre p. 102.

und zwar im Sinne einer mannigfaltigeren Gliederung derselben und dem entsprechend auch die stete Veränderung des Organismus im Sinne einer zusammengesetzten Organisation und Function bedingen, sind nichts anderes, als die der Substanz anhaftenden Molecularkräfte.[1]) Die Naegeli'sche Beweisführung ist schlagend, und ich schliesse mich derselben durchaus an. Im Uebrigen statuirt Naegeli, mit vollem Rechte, auch einen verändernden Einfluss äusserer Ursachen, wenn er auch deren Wirkung den inneren Ursachen gegenüber für unmerklich gering erklärt. Die äusseren Einflüsse, welche erbliche Veränderungen hervorbringen, sind aber nicht zufällige einmalige Eingriffe, sondern lang andauernde Reize. Da das ganze System von Cyto-Idioplasma auch innerhalb der Pflanze in Verbindung und in dynamischer Wechselwirkung steht, so werden also auch alle Reize, welchen Theil der Pflanze sie auch treffen, bis zu demjenigen Zellkerne gelangen können, dessen Nachkommen einst generativ werden sollen. Wenn solche Reize durch lange Zeiträume in gleichem Sinne wirksam sind, so rufen sie schliesslich Reactionen in der Kernsubstanz hervor, welche die Keimsubstanz in der Weise verändern, dass eine, dieser Reaction entsprechende Veränderung in die Ontogenie eingeschaltet wird. Es verhält sich dann mit diesen Veränderungen, wie mit den Anlagen, die aus inneren Ursachen in die Phylogenie eingeschaltet wurden und eine entsprechende Veränderung der Keimsubstanz zur Folge hatten. In diesem Sinne sind somit Veränderungen durch äussere Einflüsse möglich, welche bei den Nachkommen auf demselben Entwicklungszustande auftreten, in welchem sie bei den Vorfahren veranlasst wurden. In dieser Einschränkung findet Anpassung an äussere Einflüsse statt.

[1]) l. c. p. 116.

Geringfügige Veränderungen, welche das Nucleo-Idioplasma aus inneren Ursachen oder unter dem Einfluss des Cyto-Idioplasma in einzelnen Individuen immerhin erfahren sollte, werden bei der Befruchtung durch die Vereinigung der von zwei verschiedenen Individuen stammenden Zellkerne ausgeglichen. In diesem Ausgleich erblicke ich den Vortheil der Befruchtung. Es wird durch dieselbe die Constanz der Species-Charaktere gewahrt und somit auch verhindert, dass schädliche Modificationen sich fixiren und durch Summirung häufen. Letztere könnten bewirken, dass die Entwicklung einer Nachkommenreihe in der n^{ten} Generation unmöglich würde. So ist wohl einzusehen, dass ein geschlechtlich differenzirter, somit complicirter gebauter, daher auch in seiner Existenz leichter zu gefährdender Organismus, durch ausschliesslich ungeschlechtliche Vermehrung leiden könnte. Es wird das freilich nur dann geschehen, wenn die Häufung der zunächst geringfügigen Modificationen eine ungünstige Richtung eingeschlagen hat. — Der geschlechtliche Vorgang ist, soweit bekannt, auf die mit Zellkernen versehenen Organismen beschränkt. Es wäre übrigens wohl denkbar, dass sich auch undifferenzirte Zellkörper, in welchen das Idioplasma in Cyto- und Nucleoplasma noch nicht getrennt oder das Nucleo-Idioplasma vom Cyto-Idioplasma nicht scharf abgegrenzt ist, mit einander vereinigten. Für diese so einfach gebauten Organismen scheint eben die fortgesetzt ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht wesentlich nachtheilig zu sein, so dass sie auch ohne den regulirenden Einfluss der Befruchtung bestehen können. Die Folge mangelnder Befruchtung scheint immerhin die zu sein, dass die Variabilität sehr gross und daher die Abgrenzung der Species auf den Gebieten niederster Organismen besonders schwierig wird.

Wie ich, im Anschluss an M. Nussbaum und Ed. van Beneden, zu zeigen suchte, erhalten durch Theilung des Keimkerns dessen Tochterkerne eben so viel Kernfaden vom Vater wie von der Mutter zugetheilt. Die Streckung des Kernfadens nach jedem Theilungsschritt und dessen Zusammenziehung bei Beginn eines neuen erfolgen so gleichmässig, dass auch alle späteren Kerngenerationen gleiche Mengen Kernsubstanz von gleichem Ursprung besitzen müssen. Dass Letzteres der Fall, zeigen uns am besten die pflanzlichen Bastardbefruchtungen, welche Nachkommen liefern können, die bis in die Blüthenregion, das heisst bis in die letzten Kerngenerationen hinein, die Eigenschaften der Eltern im gleichen Masse vereinigen. Es führen somit alle Nachkommen des Keimkerns einen Kernfaden, der zur Hälfte väterlichen, zur Hälfte mütterlichen Ursprungs ist. — Da bei jedem Theilungsschritt der Kernfaden in eine Anzahl von Segmenten zerfällt, die der Länge nach sich spalten, die Längshälften in den Tochterkernen mit ihren Enden verschmelzen, so hätte jeder Tochterkern einen eben so langen und nur zur Hälfte dünneren Kernfaden aufzuweisen, falls nicht die Längshälften der Segmente während ihres Auseinanderweichens sich entsprechend verkürzt hätten. So steht aber thatsächlich die Länge des Tochterfadens zunächst derjenigen, welche der Mutterfaden bei seiner Segmentirung zeigte, nicht unwesentlich nach. Die directe Beobachtung lehrt zugleich, dass eine bestimmte Aufeinanderfolge bei der Vereinigung der Segmente im Tochterkern nicht gegeben ist. Schon innerhalb der ersten aus dem Keimkern hervorgehenden Tochterkerne sind in dieser Beziehung alle Combinationen möglich. Es könnten ebenso gut alle die vom Vater und von der Mutter stammenden Segmente auf einander folgen, als auch stetig mit einander

abwechseln. Constant bleibt, dass die vom Vater stammenden Segmente zusammen die eine Hälfte, die von der Mutter stammenden zusammen die andere Hälfte des Kernfadens ausmachen. Auch ist, als von Bedeutung festzuhalten, dass weder im Keimkern, noch in den folgenden Kerngenerationen die Kernfadenstücke der Länge nach verschmelzen, die Substanz derselben sich nicht durchdringt, die Stücke vielmehr an ihren Enden sich vereinigen. Die Einwirkung der im Kernfaden verbundenen Segmente auf einander ist somit auch nur eine dynamische, wenn auch viel unmittelbarere als zwischen Cytoplasma und Zellkern. Eine bestimmte Anordnung und constant sich bleibende Beziehung der in den Aufbau des Kernfadens eingehenden Molecüle ist hierbei anzunehmen, doch bleibt der Querschnitt des Fadens nicht constant. Es müssen somit die constituirenden Molecüle bei Dickenzunahme des Fadens sich in der Quererichtung an einander reihen, während sie sich bei Abnahme des Querschnittes wieder in der Längsrichtung verschieben. Diese Verschiebungen können stets in gleicher Weise erfolgen. Auch muss es wahrscheinlich erscheinen, da die Ernährung des Kernfadens in der Gerüstform, das heisst im Zustande der Streckung, vor sich geht, dass die neuen Molecüle in der Längsrichtung eingeschaltet werden. Der sehr lange, dünne Faden, der von ernährender Flüssigkeit allseitig umspült ist, befindet sich überhaupt in den günstigsten Bedingungen für seine Ernährung; andererseits wird die Längsspaltung bei einem dickeren und kürzeren Faden sicherer gelingen und auch die gleichmässige Vertheilung der Längshälften auf die Tochterkerne dann leichter zu vollziehen sein: dieses sind wohl die Vortheile der Streckungen und Zusammenziehungen, welche der Kernfaden regelmässig durchmacht. — Je nachdem die Ernährung mehr oder weniger

ergiebig ausfällt, wird sich die Länge des Fadens verändern können, ohne das gegenseitige Verhältniss der vorhandenen Theile zu stören. Da es sich um solche feststehende Beziehungen nur im Idioplasma handeln kann, so werden die gepflogenen Erörterungen auch nur für dieses gelten.

Während der geschlechtlichen Vorbereitung wird, in Folge ausbleibender Ergänzung, das Idioplasma des Kernfadens der generativen Zellkerne auf die halbe Substanzmenge des Keimkern-Idioplasma reducirt. Das gegenseitige Verhältniss der Idioplasma-Theilchen muss aber dabei erhalten bleiben. Jeder der beiden zur Copulation gelangenden Zellkerne wird somit zur Hälfte väterlichen, zur Hälfte mütterlichen Ursprungs sein. Diese Hälften müssen ihrerseits vom Grossvater und von der Grossmutter väterlicher oder mütterlicher Seite abstammen. Letztere Theile sind weiter auf Urgrosseltern zurückzuführen und so fort in entsprechendem Verhältniss. Es ist klar, dass die Theile um so kleiner werden müssen, je weiter die Generationen zurückliegen, denen sie gehörten. Dabei muss noch berücksichtigt werden, dass in Folge der bei jeder Theilung erfolgenden Segmentirung des Kernfadens die von demselben Vorfahrenpaar abstammenden Fadenstücke, in kleinere Abschnitte zerlegt, durch den ganzen Faden repartirt sind. Es ist denkbar, dass, wenn ein Zusammenwirken von Umständen in auf einander folgenden Theilungsschritten mehrere im Kernfaden zerstreute, von demselben Vorfahren stammende Abschnitte zusammenführt, diese zu einem bestimmenden Einfluss gelangen, der an einem gegebenen Theile des Organismus eine Rückschlagserscheinung veranlassen kann. Je älter die Generationen, von denen sie abstammen, um so kleiner die Abschnitte, die im Kernfaden vertreten sind, um so geringere Aussicht für dieselben, sich manifestiren zu können. Kann

doch von den Vorfahren zwanzigster Generation kaum ein Milliontel Substanz in dem Kernfaden vertreten sein. Von der unzählige Male erfolgten Ergänzung, welche die Substanz nach jedem Theilungsschritt erfahren hat, sehe ich dabei ab, da diese Ergänzung, wie ich annehmen muss, die Eigenschaften des Kernfadens nicht verändert. — Die gewöhnlichen Ursachen atavistischer Erscheinungen, wie sie so häufig sich zeigen und darin bestehen, dass eine bestimmte Eigenschaft eine Generation überspringt, um sich in der nächstfolgenden zu äussern, möchte ich übrigens nicht auf ein Zusammenwirken der zuvor getrennten, zufällig wieder vereinigten Abschnitte des Kernfadens, vielmehr mit Naegeli,[1]) auf das Latentbleiben der in Betracht kommenden Eigenschaften zurückführen. In dem Keimkern des Kindes sind die sämmtlichen ererbbaren Eigenschaften des Vaters und der Mutter vertreten; nicht alle gelangen aber zum Einfluss auf das umgebende Cyto-Idioplasma, nicht alle können sie sich somit in sichtbaren Merkmalen äussern. Nur diejenigen kommen zur Erscheinung, welche die Herrschaft über das Cyto-Idioplasma gewinnen. Augenscheinlich schliessen sich gewisse Eigenschaften, so beispielsweise die geschlechtlichen, bei getrenntgeschlechtlichen Organismen in ihren Wirkungen aus. Nichts desto weniger nehme ich an, dass das gesammte Nucleo-Idioplasma, mögen nun auch einzelne Eigenschaften desselben ohne Einfluss auf das umgebende Cyto-Idioplasma bleiben, die ontogenetischen Veränderungen durchmacht, welche in den generativen Zellkernen schliesslich wieder zu dem Ausgangspunkt der Entwicklung zurückführen. Im Keimkern der nächstfolgenden Generation finden sich somit auch die bisher verborgen

---

[1]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre p. 203.

gebliebenen Eigenschaften wieder vor und können nun eventuell, geeignete Bedingungen vorausgesetzt, zum Einfluss auf das Cyto-Idioplasma gelangen.

Die Zusammensetzung des Kernfadens aus Stücken, welche verschiedenen Generationen des betreffenden Organismus entstammen, machen ihn zum Wächter über die specifischen Eigenschaften der Organismen besonders geeignet. Hingegen ist nicht wohl denkbar, dass die Wiederholung der Phylogenie in der Ontogenie etwa auf dem Umstande beruhen sollte, dass im Kernfaden stofflich die ganze Ahnenreihe vertreten sei. Wie wir vorhin schon bemerkten, kann in der zwanzigsten Generation kaum mehr ein Milliontel von Kernsubstanz eines Ahnen, der als Ausgangspunkt dieser Reihe gedacht wird, vertreten sein, und weiterhin müssten die Antheile so verschwindend klein werden, dass ihr Einfluss auf die Entwicklungsvorgänge kaum denkbar bleibt.

Diese Zusammensetzung der Kernfäden aus verschiedenen Abschnitten erklärt die Existenz der complicirten Erscheinungen, die sich bei der Kerntheilung abspielen. Nur durch Längsspaltung der Kernfaden-Segmente ist, wie schon Roux[1]) und Heuser[2]) hervorhoben, bei Annahme einer Mehrzahl von Qualitäten, eine gleiche Vertheilung derselben auf die beiden Tochterkerne möglich. — Hiermit im Widerspruch schien eine von mir gemachte Beobachtung zu stehen, für die ich thatsächlich jetzt erst eine entsprechende Erklärung zu geben vermag. Ich hatte nämlich in den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva beobachtet,[3]) dass einzelne Segmente der Kernplatte unter Umständen kleinen Zellkernen, um welche je eine ent-

[1]) Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren, 1883.
[2]) Botanisches Centralblatt, Bd. XVII p. 128. 1884.
[3]) Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne, p. 20.

sprechend kleine Zelle abgegrenzt wird, den Ursprung geben können. Diese Zellen bilden sich zu kleinen Pollenkörnern mit den für Hemerocallis charakteristischen Structur-Eigenschaften aus. Somit schien es nicht, als wenn verschiedene Abschnitte des Kernfadens verschiedene Qualitäten haben sollten, da einzelne Abschnitte desselben sich befähigt zeigten, alle specifischen Entwicklungsvorgänge im umgebenden Cytoplasma anzuregen. Jetzt könnten wir erklärend hinzufügen, dass in der That alle Theile des Kernfadens dieselben specifischen Eigenschaften besitzen, doch darin verschieden sind, dass sie von verschiedenen Vorfahren stammen. Jedes Stück des Kernfadens ist somit unter Umständen befähigt, die sämmtlichen Charaktere der Species zu zeigen, nichts desto weniger ist es für die Constanz der Species von Bedeutung, dass die Kernfadenstücke verschiedener Abstammung gleichmässig auf die einander folgenden Zellgenerationen übertragen werden. — Aus dieser Zusammensetzung des Kernfadens erklärt sich sein relativ festes Gefüge, ohne dass bereits angenommen werden müsste, dass auf diesem Gefüge der Charakter der Species beruhe.

Diese vollständige Uebertragung des Kernfadens von Generation zu Generation mit der vollen Zahl der von älteren Generationen abstammenden Glieder ist aber nur möglich, wenn, wie ich zu zeigen suchte, keine Ausstossung von Segmenten bei der Vorbereitung der generativen Zellkerne erfolgt. Soweit nämlich in diese Vorbereitung nur indirecte Kerntheilungen eingreifen, bleiben alle Glieder des Kerns, nur entsprechend halbirt, erhalten. — Nicht unerwähnt darf ich nun lassen, dass gegen meine Auffassung die von Ed. van Beneden und Ch. Julin gemachte Angabe spricht, der zufolge aus den Mutterzellen der Spermatogonien von

Ascaris megalocephala eine Hälfte der Kernplatten-Segmente, nämlich zwei von den vier vorhandenen, vor der Längsspaltung ausgestossen wird. Diese ganz vereinzelt stehende Angabe verlangt der Bestätigung. Auch muss noch die Möglichkeit in's Auge gefasst werden, dass die Ausstossung der Segmente erst nach erfolgter Längsspaltung vor sich geht, und dass nur zwei, nicht vier Segmente die Kernplatte zunächst bilden. Thatsächlich findet Ed. van Beneden nur zwei Kernplatten-Segmente in den sich theilenden Spermatogonien und sucht eben diese Reduction der Zahl aus der in den Mutterzellen dieser Spermatogonien erfolgten Ausstossung zu erklären. [1]) Eine Elimination der einen Hälfte der durch Längsspaltung entstandenen Segmente aus den Mutterzellen der Spermatogonien wäre immerhin auffällig, würde aber dem restirenden Kernfaden seine volle Zusammensetzung lassen. — Eine andere Angabe, die eine Erscheinung betrifft, die ebenfalls schwer von meinem Standpunkte aus zu deuten wäre, bezieht sich auf die eventuelle, directe Theilung der Kerne im Verlauf der Spermatogenese. Es sind hier maulbeerförmige Zellkerne beobachtet worden, doch giebt Nussbaum, der sie am eingehendsten studirt hat, an: „Eine Entscheidung über die Bedeutung der Maulbeerform der Kerne ist zur Zeit noch nicht möglich, weil es noch nicht hat gelingen wollen, ihre Entstehung oder gar ihre Umwandlung in ein anderes Stadium am lebenden Object zu verfolgen.“ „Es muss vorläufig unentschieden bleiben, ob die Maulbeerform der Kerne eine besondere, „directe“ Kerntheilung einleite oder nur in gewissen Fällen ein Anfangsstadium der „indirecten“ Kerntheilung darstelle.“ Das Protoplasma von Zellen mit maulbeerförmigen

[1]) La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale l. c. p. 22.

oder mit mehreren Kernen ist amöboid. Während aber auf dem heizbaren Objecttisch in einer feuchten Kammer die indirecte Kerntheilung unter den Augen des Beobachters fortschreitet, war es bis jetzt nicht möglich, Veränderungen an maulbeerförmigen Kernen zu constatiren.[1]) Auch Ed. van Beneden und Ch. Julin lassen es noch dahingestellt, ob wirklich indirecte Kerntheilung in der Spermatogenese von Ascaris megalocephala eintritt.[2]) Da die directe Kerntheilung ungleiche Producte liefert, so wäre ein Eingreifen derselben in eine Entwicklungsreihe, die zur Bildung der Spermatozoiden führt, in der That schwer zu erklären. Würde sie hier wirklich nachgewiesen, so müsste weiter untersucht werden, ob sie nicht in einer Form auftritt, die gleiche Theilungsproducte liefert. — Sonst finden wir die directe Kerntheilung nur in Zellen, die ihre Entwicklung bereits vollendet haben und nicht mehr theilungsfähig sind. Der sich auf directem Wege theilende Zellkern ist oft schon in seinen Functionen geschwächt; er kann aber auch noch in voller Thätigkeit sein, nur dass sich letztere jetzt auf die Vorgänge des Stoffwechsels allein beschränkt. So sehen wir in den Internodialzellen der Characeen die Zellkerne sich durch directe Theilung lebhaft vermehren; sie stehen in Beziehung zu der bedeutenden Massenzunahme des Cytoplasma, ihre morphologische Rolle haben sie aber sicher ausgespielt. — Endlich würden gegen die von mir entwickelte Ansicht: dass ganze Abschnitte des Kernfadens nicht vor ihrer Längsspaltung aus Zellkernen, welche zur Bildung der Geschlechtsproducte in Beziehung stehen, eliminirt werden dürfen, — die Vorgänge sprechen, die bei

---

[1]) Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung; ein Beitrag zur Lehre der Vererbung, l. c. p. 194.

[2]) l. c. p. 16.

Bildung der Eihüllen der Tunicaten sich abspielen sollen. H. Fol[1]) giebt an, dass die Zellen des Follikels in Contact mit dem „Keimbläschen“ (Zellkern) des Eies entstehen und zwar in der Art, dass ihr Zellkern aus einem kleinen, soliden oder hohlen Höcker hervorgeht, den die „chromatische Substanz“ des Keimbläschens bildet. Der Zellkörper geht gleichzeitig aus dem Eiplasma hervor. Diese Zellen erscheinen entweder ziemlich langsam nach einander, und dann bleibt der „Keimfleck“ (Kernkörperchen) während dieses Vorganges sichtbar, oder sie entstehen auf einmal in grosser Zahl, und dann sieht man den Keimfleck gleichzeitig schwinden. — Nach Roule[2]) handelt es sich bei der eben geschilderten Erscheinung um Nucleolen, die, ausser dem Hauptnucleolus, im Keimbläschen des Eies vertreten sind und aus demselben auswandern. Es soll somit die Bildung von Zellkernen im Innern des Keimbläschens hier vorliegen. Die ausgewanderten Nucleolen umgeben sich im Eidotter mit Protoplasma und stellen die Zellkerne der so entstandenen Zellen vor. — Sabatier[3]) endlich behauptet, dass in der Nähe, doch ausserhalb des Keimbläschens und ohne Beziehung zum Inhalt desselben, durch Agglomeration und Verschmelzung der „Chromatinkörner“ (Mikrosomen) des Eiplasma, homogene Körper entstehen, welche sich hierauf zu Follikelzellen umbilden. Bevor sie die Dignität von Zellen erlangt haben, sollen sie sich im Innern des Eidotters durch directe Theilung vermehren können. Die Körperchen der Testa haben nach Roule und Sabatier denselben Ursprung wie die Follikelzellen. Handelt es sich aber in beiden Fällen wirk-

---

[1]) Recueil zoologique suisse, Bd. I p. 122 ff.

[2]) Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris, 7. avril 1883.

[3]) Recueil zoologique suisse, Bd. I p. 432 ff.

lich um Zellen und im Innern derselben um Zellkerne? Haben wir es hier nicht vielmehr nur mit Aussonderungen bestimmter Substanztheile aus dem Eiplasma, respective aus Eikern und Eiplasma zu thun? In welchem Verhältniss stehen die Zellkerne der Follikelzellen, wenn wirkliche Zellkerne, zu dem Zellkern des Eies? Alle diese Fragen lassen sich noch nicht bestimmt beantworten und glaubte ich mich daher auch durch die vorhandenen Angaben nicht in meinen Ansichten beeinflussen lassen zu dürfen. Ich muss aber nochmals hervorheben, dass, wenn wirklich Ausstossungen ganzer, nicht zuvor längsgespaltener Kernfaden-Segmente aus den generativen Zellkernen oder aus deren Vorfahren nachgewiesen werden sollten, meine Theorie wahrscheinlich aufzugeben und durch eine bessere, den Thatsachen entsprechendere ersetzt werden müsste.

Bei ausbleibender Befruchtung ist das Ei im Allgemeinen nicht befähigt in die Keimbildung einzutreten. Der auf die Hälfte seines Idioplasma reducirte Eikern vermag nicht die Entwicklungsvorgänge im Cyto-Idioplasma anzuregen. Nur in den seltenen Fällen eintretender Parthenogenesis findet diese Entwicklung statt. Besonders günstige Ernährungsbedingungen mögen hier dem Mangel an Nucleo-Idioplasma entgegenwirken. Dabei lässt sich entweder denken, dass bei so günstiger Ernährung die Ergänzung des Idioplasma im Eikern möglich werde, oder dass unter diesen Bedingungen das halbe Idioplasma des Eikerns zur Einleitung der Entwicklungsvorgänge im Cyto-Idioplasma genüge, oder endlich, dass das Cyto-Idioplasma hier, von der Umgebung aus ernährt, an Masse zunahm und den Eikern zwang in Theilung einzutreten. Auf diese letzte Möglichkeit bringen mich die schon einmal citirten Angaben

von Fol über die Entwicklung solcher Seestern- oder Seeigel-Eier, in welche mehrere Spermatozoiden eingedrungen waren.[1]) Sind zwei Spermatozoiden in das Ei gelangt, so copuliren sich beide mit dem Eikern, der dann sofort einen „Tetraster“ bildet. Sind drei Spermatozoiden eingedrungen, so können sie sich ebenfalls alle drei mit dem Eikern vereinigen, der einen „Tetraster“ bildet. Hat das Ei noch mehr Spermatozoiden aufgenommen, so copulirt sich eine Anzahl mit dem Eikern, die anderen Spermakerne bleiben selbständig. Der Keimkern bildet einen „Tetraster“, die Spermakerne „Amphiaster“. Diese Theilung der Spermakerne tritt zugleich mit der Theilung des Keimkerns oder auch später ein. Falls zahlreiche Spermakerne zu einer Zeit in's Ei gelangt sind, wo der Eikern noch aus getrennten Kernfaden-Segmenten besteht, so kann es kommen, dass diese Segmente, statt sich zu vereinigen, sich von einander trennen und mit den zwei bis drei nächsten Spermakernen verschmelzen. Alle diese Kerne, die sich mit Segmenten des Eikerns copulirten, und die sich nicht copulirten, bilden hierauf „Amphiaster“. Wie ich schon einmal angeführt, beginnt in allen diesen Fällen, sobald eine Mehrzahl unabhängig von einander in Theilung eintretender Zellkerne im Eiplasma vertreten ist, die Bildung entsprechend vieler Embryonen aus denselben. Wir sehen hier somit, dass das Eiplasma, welches durch die copulirten Zellkerne zur Entwicklung angeregt worden ist, seinerseits die nicht copulirten Zellkerne, in diesem Falle sogar Spermakerne, zur Theilung veranlassen kann. Es liegt hier somit eine Combination vor, welche es ermöglicht, dass ein anderweitig zur Entwicklung angeregtes Cyto-Idioplasma seinerseits die

---

[1]) Recherches sur la fécondation etc. p. 197 ff.

Entwicklung eines sonst nicht entwicklungsfähigen Zellkerns bestimmt. Die Bildung der einzelnen Embryonen, soweit sie um die unbefruchteten Zellkerne erfolgte, könnten wir hier sehr wohl als partielle Parthenogenesis bezeichnen. — Es ist mit Sicherheit festgestellt, dass günstige Ernährungsbedingungen bei Daphniden parthenogenetische Entwicklung veranlassen, während ungünstige Bedingungen die Bildung befruchtungsbedürftiger Eier hervorrufen.[1]) Es ist darauf von Balfour hingewiesen worden,[2]) dass Arthropoden und Rotiferen die zur parthenogenetischen Entwicklung besonders neigen, auch gerade diejenigen Organismen sind, bei welchen man bis jetzt Richtungskörper nicht mit Sicherheit hat nachweisen können.[3]) Es lag nahe, beide Erscheinungen in Beziehung zu bringen, und es lässt sich ja in der That denken, dass das Cytoplasma des Eies, dort, wo es keine Substanzverluste erleidet, leichter in Entwicklung eintreten könne. Doch mag ich im Grunde genommen dieser Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Richtungskörperchen hier kein zu grosses Gewicht beilegen, weil auch in anderen Fällen ohne Richtungskörper der Geschlechtsact vorbereitet wird. Bei Phanerogamen suchen wir nach denselben vergebens, ja sie fehlen bei Cycadeen, während ein ihnen entsprechendes Gebilde bei den nahe verwandten Coniferen vorhanden ist. Ich nehme an, dass auch, wo die Richtungskörper fehlen, der Eikern eine entsprechende Vorbereitung für den Geschlechtsact

---

[1]) Vergl. Carl Düsing, die Regulirung der Geschlechtsverhältnisse bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen, p. 267, dort die Litteratur.

[2]) Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsche Uebersetzung Bd. I p. 73.

[3]) Die Angaben über Vorhandensein von Richtungskörpern auch bei Arthropoden, vgl. bei Balfour l. c. p. 71.

erfährt und auf die Hälfte reducirtes Nucleo-Idioplasma führt. — Bei Pflanzen ist die Parthenogenesis auf wenige, für Thallophyten constatirte Fälle beschränkt. Bei Phanerogamen liessen sich alle genauer untersuchten Fälle auf Adventivkeimbildung zurückführen.

Für die Annahme, dass aus dem Spermakern und aus dem Eikern, bei deren Vorbereitung, entgegengesetzte Bestandtheile ausgestossen werden sollten, sprechen nicht die directen Beobachtungen. Mit letzteren stimmt noch am besten die ganz allgemein gehaltene Ansicht von Balfour überein:[1]) „dass bei der Bildung der Polzellen ein Theil der Bestandtheile des Keimbläschens, welche für seine Function als vollständiger und unabhängiger Kern nothwendig sind, entfernt wird, um der neuen Zufuhr an nothwendigen Theilen Platz zu machen, welche durch den Spermakern geliefert wird.“ Was für nothwendige Theile es sind, die vor der Befruchtung entfernt und bei der Befruchtung eingeführt werden, ist hierbei nicht angegeben, eben so wenig, ob Spermakern und Eikern gleich, oder ob sie ungleiche Elemente im Befruchtungsact vorstellen. Dieser unbestimmten Ansicht Balfour's möchte ich die bestimmtere folgen lassen: dass die beiden copulirenden Zellkerne gleich sind und dass ihr Wesen in der Reduction des Idioplasma auf die Hälfte der in den Keimkernen vertretenen Menge beruht.

Für eine Ungleichheit der beiden copulirenden Zellkerne spricht keine Thatsache. Das will freilich nicht viel sagen, da es sich hier um eine functionelle Verschiedenheit handeln würde, die sich morphologisch nicht nachweisen lässt. Ich meine somit auch nur, dass mir keinerlei morphologische

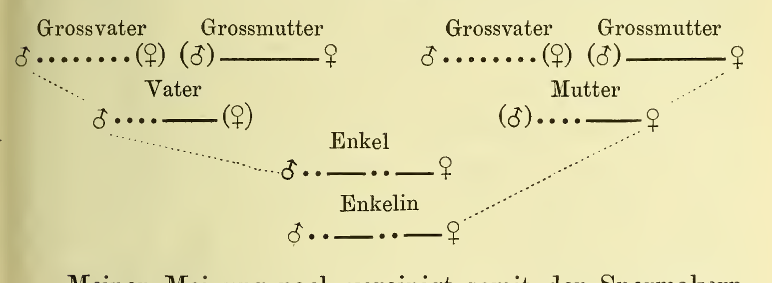
---

[1]) Handbuch der vergl. Embryologie, deutsche Uebers. Bd. I p. 73.

Thatsachen bekannt sind, welche die Annahme einer functionellen Verschiedenheit der beiden copulirenden Zellkerne verlangen möchten. Diese Verschiedenheit wurde nur auf Grund physiologischer Erwägungen angenommen. Daher glaube ich auch berechtigt zu sein, diesen Erwägungen diejenigen entgegenzustellen, die sich aus der Theorie ergeben, die ich mir auf Grund anderweitiger Thatsachen über den Vorgang der Befruchtung gebildet habe. Ja, ich meine, dass meine Ansicht von der functionellen Gleichheit der beiden copulirenden Zellkerne durch die allgemeine physiologische Thatsache gefordert wird, dass die Kinder in gleicher Weise von Vater und Mutter erben. Es können somit die beiden im Befruchtungsact zusammengeführten Zellkerne nicht verschieden sein. Jeder der beiden generativen Zellkerne führt uns, wie ich zu zeigen suchte, einen Kernfaden vor, der aus Elementen früherer Generationen zusammengesetzt und dadurch besonders befähigt ist, Träger der Species-Charaktere zu sein. Dass nicht die specifisch männlichen Eigenschaften nur in dem vom Vater, die specifisch weiblichen Eigenschaften in dem von der Mutter stammenden Zellkerne vertreten seien, lehrt ja der Umstand, dass geschlechtliche Eigenschaften der Grossmutter durch den Vater auf die Enkelin und umgekehrt geschlechtliche Eigenthümlichkeiten des Grossvaters durch die Mutter auf den Enkel übertragen werden können.[1]) Nimmt man mit mir an, dass der Spermakern sowohl wie der Eikern in gleicher Menge Substanztheile ihrer beiden Eltern vereinigen, so hat diese Uebertragung männlicher Geschlechts-Charaktere durch die Mutter, weiblicher durch den Vater nichts Auffälliges mehr. Sie wäre hingegen unbegreiflich,

[1]) Vergl. hierzu Naegeli, mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, p. 211.

wenn aus dem Spermakern des Vaters die specifisch weiblichen, aus dem Eikern der Mutter die specifisch männlichen Elemente ausgestossen worden wären. Es ist dies unmittelbar ersichtlich aus dem hier beigefügten Schema:



Meiner Meinung nach vereinigt somit der Spermakern sowohl wie der Eikern die Eigenschaften, die zur Ausbildung der beiden Geschlechter nothwendig sind. Diese Eigenschaften denken wir uns aber, nach dem früher Gesagten, nicht in vorgebildeten Keimchen, vielmehr in einem bestimmten molecularen Aufbau des Nucleo-Idioplasma begründet, welcher durch eine Reihe auf einander mit Nothwendigkeit folgender Entwicklungsschritte schliesslich zur Bildung der männlichen oder der weiblichen, respective, bei hermaphroditen Geschöpfen, beider Geschlechtsproducte führen muss.

Wir haben schon entwickelt, wie das Latentbleiben bestimmter Eigenschaften zu denken ist und wie dieses sich Entfalten oder nicht Entfalten vererbter Charaktere besonders auch auf die Unterdrückung des einen Geschlechts bei getrenntgeschlechtlichen Geschöpfen Anwendung findet. Welche Zustände des Nucleo-Idioplasma es aber sind, welche die Entwicklung des einen oder des andern Geschlechts veranlassen, lässt sich nicht sagen. Hingegen ist es versucht worden die Bedingungen einigermaassen zu ermitteln, welche den Organismus bestimmen, die Ent-

wicklungsrichtung nach den männlichen oder nach den weiblichen Geschlechtsproducten einzuschlagen. Diese Bedingungen dürften auf die Geschlechtsproducte während ihrer Vorbereitung im elterlichen Organismus bereits einwirken und das Nucleo-Idioplasma so beeinflussen, dass es später neigt ein bestimmtes Geschlecht zu erzeugen. Diese Neigung kann in den beiden sich copulirenden Zellkernen entweder gleichsinnig oder entgegengesetzt entwickelt sein und dann die stärkst ausgeprägte Neigung überwiegen. Auch volles Gleichgewicht der Neigungen entgegengesetzt gestimmter Zellkerne ist möglich und dann die Bildung von Hermaphroditen bei sonst getrenntgeschlechtlichen Geschöpfen die Folge. Unter den die geschlechtliche Entwicklungsrichtung des Nucleo-Idioplasma beeinflussenden Momenten kommt der Ernährung die entscheidende Rolle sicher zu. Dabei ist aber festzuhalten, dass es sich um einen innern Ernährungsvorgang handelt, der durchaus nicht in unmittelbarer Beziehung zu den äusseren Ernährungsbedingungen, unter welchen sich der Organismus befindet, zu stehen braucht. Wie wenig, in bestimmten Fällen, die äusseren Verhältnisse entscheidend sind, zeigt ja der Umstand, dass eine getrenntgeschlechtliche Pflanze unter den Blüthen des einen Geschlechts plötzlich auch solche des andern erzeugen kann.

Sehr beachtenswerthe Ansichten über die das Geschlecht der Organismen beeinflussenden Momente hat neuerdings Carl Düsing in seinem Werke über „die Regulirung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen ausgesprochen. Düsing gründet seine Angaben auf eingehende Litteraturstudien und auf ein statistisches Material, wie es in solchem Umfang wohl noch nicht zur Verwerthung

kam. Er sucht zu zeigen:[1]) „dass die Individualität der Mutter von Einfluss auf das Geschlecht ist. Diese gelangt aber zum Ausdruck durch die qualitative Beschaffenheit des Eies, dem also schon vor der Befruchtung die Tendenz inne liegen muss, sich zum einen oder zum andern Geschlecht auszubilden, z. B. tendiren junge Eier zum weiblichen, ältere zum männlichen Geschlecht.“ „Die Thatsachen,“ schreibt Düsing, „beweisen ferner, dass die Individualität des Vaters, d. h. die qualitative Beschaffenheit des Sperma, eine Wirkung auf die Geschlechtsausbildung ausübt. Durch diese kann bei der Befruchtung die eben erwähnte Tendenz der noch unbefruchteten Eier umgeändert werden. Die in der Persönlichkeit des Vaters und der Mutter liegenden Momente, welche vermittelst der Qualität des Sperma und des Eies bei der Befruchtung zum Ausdruck gelangen, können also in verschiedener Stärke nach der einen oder andern Richtung hin wirken. Sie setzen sich alsdann zu einer Resultirenden zusammen, deren Ausfall dem Ei eine vorläufige Tendenz der Geschlechtsausbildung giebt.“ „Der Samen, ähnlich wie das Ei, kann schon vor der Befruchtung seine Tendenz wechseln. Wenn er zuerst zum männlichen Geschlecht neigt, so kann er in Folge des zunehmenden Alters, z. B. bei Nichtbeanspruchung des männlichen Individuums, die frühere Tendenz aufgeben und die entgegengesetzte, zum weiblichen Geschlecht bestimmende annehmen.“ „Bei der Befruchtung wird aber das Geschlecht des Embryo noch nicht definitiv fixirt. Wir wissen, dass das zeitlich zuletzt eintretende Moment der Ernährung noch seinen Einfluss geltend machen kann. Die Beeinflussung der Geschlechtsausbildung durch mütterliche Er-

[1]) l. c. p. 281.

nährung dauert beim Menschen drei Monate.“ — Die allgemeinen Gesichtspunkte, zu welchen Düsing gelangt, sind schliesslich die:[1]) dass „alle Eigenschaften der Thiere und Pflanzen, welche Einfluss auf die Geschlechtsbildung besitzen, durch natürliche Züchtung entstanden sind. Sie nutzen der Fortpflanzung der Individuen und bewirken, dass unter solchen Verhältnissen das eine Geschlecht reichlicher producirt wird, unter welchem eine solche relative Mehrproduction für die Fortpflanzung der Thiere und Pflanzen vortheilhaft ist.“ „Mit Hilfe dieser Eigenschaften regulirt sich das Sexualverhältniss von selbst und schwankt um einen bestimmten, stets wiederkehrenden Zahlenwerth.“ „Unter gewissen Umständen kann sogar ein anomales Sexualverhältniss für die Fortpflanzung von Nutzen sein und tritt dann auch in der That ein.“ So ist es im Ueberfluss, wo mehr Weibchen producirt werden, da mit Hilfe derselben eine besonders starke Vermehrung stattfinden kann. Das Extrem bildet alsdann die ungeschlechtliche Fortpflanzung, wo die Männchen gänzlich fehlen. Dem Männchen fällt also die Rolle zu, die geschlechtliche Vermischung verschiedener Thiere herbeizuführen, somit Inzucht zu verhindern; findet solche dennoch statt, so werden mehr Männchen geboren. Die Wirkung eines Nahrungsmangels stimmt mit derjenigen der Inzucht überein. Wie im Ueberschuss mehr Weibchen, die zur starken Vermehrung dienen, so werden im Mangel mehr Männchen erzeugt und so die Vermehrung eingeschränkt. — Alle diese regulirenden Einflüsse fallen natürlich bei hermaphroditischen Organismen weg, da ein Mangel an Individuen des einen Geschlechts dort nicht eintreten kann.

Die Gesichtspunkte, welche Düsing geltend macht, um

[1]) l. c. p. 277.

eine Selbstregulirung der Geschlechter für getrenntgeschlechtliche Organismen nachzuweisen, sind jedenfalls beachtenswerth. Nicht weniger wichtig erscheint mir sein Versuch, den Nachweis zu liefern, dass es sehr verschiedene Momente sind, die durch ihr Ineinandergreifen das Geschlecht endgiltig bestimmen. So anregend alle diese Erörterungen aber auch sein mögen, so ist doch nicht zu vergessen, dass wir uns hier auf einem widerspruchsvollen Gebiete bewegen, auf welchem die Arbeiten noch lange nicht abgeschlossen sind. So konnte ein Einfluss der äussern Bedingungen auf die Geschlechtsbestimmung weder von Pflüger [1]) noch von Heyer [2]) festgestellt werden.

Die beiden im Geschlechtsacte sich vereinigenden Zellkerne sind, so nehme ich an, ihrer Natur nach nicht verschieden. Wohl aber können die inneren Ernährungsbedingungen gewisse, die Bestimmung des zukünftigen Geschlechts beeinflussende Eigenschaften diesen Zellkernen ertheilen. Diese Eigenschaften können in beiden Zellkernen gleichsinnig oder entgegengesetzt ausgebildet sein, sich vielleicht mit dem Alter verändern und somit einen constanten Unterschied zwischen ihnen nicht begründen. Die beiden Zellkerne sind somit nicht in dem Sinne geschlechtlich differenzirt, wie die Individuen, von welchen sie stammen. Alle Geschlechtsdifferenzirungen dienen nur dazu, die beiden zum Geschlechtsact nothwendigen Zellkerne zusammenzuführen. Zwischen den beiden sich vereinigenden Zellkernen besteht, meiner An-

[1]) Ueber die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. XXIX p. 25.

[2]) Untersuchungen über das Verhältniss des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen, unter Berücksichtigung des Geschlechtsverhältnisses bei den Thieren und dem Menschen. Inaugural-Dissertation, Halle 1883 und das Referat über Düsings Werk im botanischen Centralblatte, Bd. XX p. 68 ff.

sicht nach, auch keine besondere Anziehung. Ist der Spermakern in das Ei eingeführt worden, so übernimmt das Cytoplasma dessen weitere Leitung. Die Strahlensysteme, welche in thierischen Eiern in oft so auffallender Weise die beiden Zellkerne umgeben, sind nur deshalb nach diesen Zellkernen gerichtet, weil letztere von Cyto-Idioplasma umhüllt werden. Soweit die Umhüllung durch das Cyto-Idioplasma nicht eine vollständige ist, sind auch die Strahlen excentrisch, entsprechend dieser Ansammlung, orientirt. Dieses Verhältniss der Strahlung zu den Idioplasma-Ansammlungen wird zweifellos bewiesen durch die Vorgänge, welche in den Prophasen der Theilung an dem Keimkern zu beobachten sind. Während letzterer noch ein gleichmässig vertheiltes Fadengerüst führt und von der Kernwandung rings umschlossen erscheint, haben sich an seinen beiden Polen bereits zwei Astern ausgebildet, deren Strahlen deutlich nach den Cyto-Idioplasma-Ansammlungen, welche diese Pole einnehmen, gerichtet sind.[1]) Die Strahlen sind aber identisch mit jenen, welche vor der Copulation die beiden Zellkerne mehr oder weniger vollständig umgaben. Ist die Kernspindel im Ei ausgebildet, so liegen deren Pole im Mittelpunkt der Astern. Die Spindelfasern, welche bis dorthin reichen, sind aber, wie ich wiederholt zu zeigen suchte, von Cyto-Idioplasma gebildet, so dass dieses Verhalten der Kernspindel nicht etwa die Vorstellung erwecken darf, es seien auch zuvor schon die Cyto-Idioplasma-Ansammlungen an den beiden künftigen Polen der Kernspindel unter dem Einflusse der Kernsubstanz entstanden. Während nach Ausbildung der Kernspindel die Strahlen

---

[1]) Besonders instructiv sind hierfür die Bilder bei Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Theil. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XX Taf. I Fig. 2, Taf. II Fig. 17—20.

nach den von Cyto-Idioplasma umhüllten Polen dieser Spindel weisen, nimmt die aus dem Kernfaden gebildete Kernplatte den Aequator der Spindel ein. — Wie wir wissen, können Zellkerne sich auch in vegetativen Zellen copuliren. Es erfolgt dies in den meisten der im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks entstehenden Endospermzellen bei Corydalis cava [1]) und ganz regelmässig in den Embryosäcken der Angiospermen. Auch hier werden die sich copulirenden Zellkerne zusammengeführt, ohne dass irgend ein Grund vorläge, einen Gegensatz und eine Anziehung zwischen denselben anzunehmen; das führende Agens ist das Cytoplasma.

Die Fernwirkung, welche die Geschlechtsproducte auf einander ausüben und die als geschlechtliche Anziehung bezeichnet wurde, beruht, wie die Pfeffer'schen Untersuchungen [2]) zeigten, auf Substanzausscheidungen, welche die Bewegungsrichtung der Gameten, Spermatozoiden und der Cytoplasma-Massen der Pollenschläuche bestimmen. Diese Substanzausscheidungen finden nicht aus den generativen Zellkernen, sondern aus den diese Zellkerne umhüllenden Cytoplasma-Massen statt. Bei den Gameten wird, allem Anschein nach, die Ausscheidung von beiden sich im Geschlechtsact vereinigenden Zellkörpern besorgt; nach erfolgter Differenzirung in Eier und Spermatozoiden fällt nur ersteren diese Aufgabe zu. Bei den Gymnospermen fehlen Anhaltepunkte für die Annahme einer Ausscheidung aus dem Ei; dieselbe könnte aber immerhin stattfinden,

[1]) Vergl. E. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl. p. 24.

[2]) Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, Bd. I p. 363.

vielleicht auch von der Kanalzelle besorgt werden. Bei den Angiospermen scheiden die Synergiden die Stoffe aus, welche kurz vor Antritt der Pollenschläuche deren Wachsthum in ganz bestimmte Bahnen lenken. — Für die schwärmenden Gameten (Planogameten), auch wenn sich dieselben durchaus gleichen, müssen zweierlei Gametangien angenommen werden, deren Producte sich durch verschiedene Substanzaussonderungen unterscheiden. Denn nur die, zwei verschiedenen Gametangien entstammenden Gameten ziehen sich an. Die Substanz, welche auf die Gameten des andern Gametangiums als chemischer Reiz einwirkt, ist somit ohne Einfluss auf die Gameten der eigenen. — Auch die nicht schwärmenden Plasmakörper (Aplanogameten) der Spirogyra dürften eine Substanz ausscheiden, welche einen chemischen Reiz auf die Plasmakörper eines andern Fadens ausübt und zur Bildung der Copulationsfortsätze veranlasst. Die Substanzausscheidung muss auch hier aus beiden sich copulirenden Fäden erfolgen, denn von beiden Fäden aus wachsen die Fortsätze einander entgegen. Dass die Ausscheidung von beiden Fäden aus eine verschiedene sei, dass sich somit nur bestimmte Fadenpaare copuliren, dafür geben bereits die directen Beobachtungen Anknüpfungspunkte. Loew und Bokorny fanden, dass die Zellen des sich entleerenden Fadens, bei den untersuchten Spirogyra condensata Ktz. und S. decimina Ktz., öfters noch schwache Silberreductionen und gewöhnlich keine Zuckerreaction geben, während die Zellen des aufnehmenden Fadens niemals Silberreduction, wohl aber stets starke Zuckerreaction erkennen lassen. [1]) Auch morphologisch sind bei den meisten Spirogyren die Zellen

[1]) Die chemischen Ursachen des Lebens p. 49. II. Aufl. (die chemische Kraftquelle im lebenden Protoplasma) p. 59 und 60.

des die Zygote aufnehmenden Fadens von den Zellen des sich entleerenden Fadens durch stärkere Anschwellung unterschieden.

Schliesslich müssen wir uns noch im Besondern die Frage vorlegen, in wie weit die Bastardbildungen, die so deutlich den Antheil der Eltern an den Eigenschaften der Nachkommen zeigen, in Einklang mit unserer Befruchtungstheorie zu bringen sind. [1]) Ohne Weiteres passen zu derselben diejenigen Fälle, welche uns den Bastard als Mittelbildung zwischen Vater und Mutter vorführen. Diejenigen Bastarde, wo dies nicht der Fall ist, lassen sich aber auch ungezwungen von unserem Standpunkte aus erklären. Da die Mutter ausser dem Eikern auch noch das Cyto-Idioplasma liefert und in diesem die Ernährung der beiden combinirten Kernfäden zu erfolgen hat, so ist begreiflich, dass diese Ernährung nicht für beide Kernfäden völlig gleich ausfällt und darnach die Eigenschaften des Bevorzugten dominiren. Die Erfahrung zeigt, dass es auch der vom Vater stammende Kernfaden sein kann, dem die Oberherrschaft zufällt, ungeachtet er sich im Cyto-Idioplasma der Mutter befindet. Die Bedingungen für die Entwicklung können somit günstiger für diesen als für den eigenen Kernfaden sein. Da aber nicht anzunehmen ist, dass die Quantität des im Kernfaden vertretenen Nucleo-Idioplasma bei verschiedenen, selbst nahe verwandten Species, völlig gleich sei, so wäre wohl auch denkbar, dass der Einfluss des einen Kernfadens deshalb im Bastard vorwiegt, weil seine Masse grösser ist. — Dass die Bastarde zwischen A und B und zwischen B und A (der erst genannte Erzeuger

[1]) Ich stütze mich hierbei auf die Angaben von Naegeli in den Sitzungsberichten der bairischen Akademie der Wissenschaften, math. phys. Classe 1865, Bd. II p. 395; 1866, Bd. I p. 71 und 93.

als männlich gedacht) zwar in den meisten Fällen, doch aber nicht immer völlig übereinstimmen, hängt jedenfalls damit zusammen, dass das Cyto-Idioplasma in diesen beiden Bastarden ein anderes ist. — Die seltenen Fälle, in welchen die Befruchtung von B durch A, nicht von A durch B (auch hier der erst genannte Erzeuger als männlich gedacht) gelingt, liesse sich dadurch erklären, dass die Entwicklung des Spermakerns von A im Cytoplasma von B, nicht umgekehrt diejenige von B im Cytoplasma von A möglich wäre. Oder es liesse sich annehmen, dass das Cyto-Idioplasma von A, nicht hingegen dasjenige von B durch den Keimkern AB zur Entwicklung angeregt werden könne. Dabei bleibt zunächst unberücksichtigt, ob nicht rein mechanische Momente die Befruchtung von A durch B verhindern. Hat doch Pflüger [1]) neuerdings die merkwürdige Thatsache festgestellt, dass die Bastardbefruchtung bei den anuren Batrachiern oft dadurch einseitig wird, dass die Spermatozoiden der einen Art zu grosse Köpfe haben, um die Mikropyle der Eier der andern Art zu passiren. Es zeigte sich dort, dass 1) im Allgemeinen diejenigen Spermatozoen am geeignetsten sind zur Vermittlung der Bastardzeugung, deren Kopf am dünnsten und deren vorderes Ende am spitzesten ist; dass 2) im Allgemeinen die Eier der Bastardbefruchtung am zugänglichsten sind, wenn die zugehörigen Spermatozoen derselben Art dickere Köpfe haben. — Dass die Bastarde oft wenig fruchtbar sind, mag damit zusammenhängen, dass unter dem Einfluss der combinirten Zellkerne die Rückkehr des Cyto-Idioplasma auf den embryonalen Zustand besonders erschwert und dadurch eventuell

[1]) Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung. II. Theil. Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. XXXII p. 544.

die Ausbildung der generativen Zellkerne unmöglich wird. Weisen doch schon die morphologischen Erscheinungen, welche das Reifen der Geschlechtsproducte begleiten, die Absonderungen und Ausscheidungen verschiedener Art, welche sich dann einstellen, darauf hin, dass es sich hierbei um einen besonders complicirten Vorgang handelt. Aber auch dort wo die Geschlechtsproducte unter dem Einfluss der combinirten Zellkerne entstehen können, wird ihre Bildung oft mit Schwankungen verbunden sein, und diese sich in der grossen Variabilität der Nachkommen offenbaren. — Es kann sich wohl fügen, dass der Einfluss des einen der beiden copulirten Zellkerne in der ersten Generation des Bastards so sehr von dem Einfluss des andern überboten wird, dass die Eigenschaften des einen Erzeugers nur wenig zur Geltung kommen; erst die complicirten Vorgänge bei der Vorbereitung der Geschlechtsproducte schaffen Bedingungen, die in einzelnen generativen Zellkernen dem bisher unterdrückten Theile des Kernfadens das Uebergewicht verschaffen, so dass die durch denselben vertretenen Eigenschaften in der folgenden Generation auftauchen. — Während die rückläufige Bewegung unter dem Einfluss der combinirten Zellkerne auf Schwierigkeiten stösst, geht die fortschreitende Entwicklung meist mit leichtem Erfolg vor sich und fördert sogar die vegetative Sphäre über das gewöhnliche Maass hinaus. Dabei können aber wieder die verschiedenen Zustände, welche der Organismus während seiner Entwicklung zu durchlaufen hat, sich mehr der Entwicklung des einen oder des andern der beiden Kernbestandtheile förderlich erweisen und so der Bastard in dem einen Theil seiner vegetativen Organe mehr dem Vater, in dem andern Theile mehr der Mutter gleichen. Einer allgemeinen Förderung der vegetativen Sphäre kommt aber von einem gewissen

Entwicklungszustand an auch der Umstand zu statten, dass ihr die sonst von der generativen Sphäre beanspruchten Nahrungsstoffe zufallen. — Dass Varietäten und Arten um so schwieriger sich bastardiren und um so steriler werden, je weniger verwandt sie sind, lässt sich unmittelbar aus den mit der Befruchtung verbundenen Vorgängen begreifen. Naegeli [1]) hat dabei auf die Thatsache hingewiesen, dass bei Pflanzen die sexuelle Affinität nicht immer gleichbedeutend mit der systematischen ist. — Schwieriger ist die Erscheinung zu erklären, dass die Bastarde im Allgemeinen in der ersten Generation um so weniger variiren, je weiter die elterlichen Formen in der Verwandtschaft von einander entfernt sind, also die Artbastarde weniger als die Varietätenbastarde. Da müssen wir die Hypothese zu Hilfe nehmen, welche wir zuvor schon entwickelt haben, dass der Kernfaden aus Abschnitten besteht, die von früheren Generationen direct ererbt worden sind. Bei zwei mit einander bastardirten Varietäten werden nun während der Vorgänge der Kerntheilung bald ältere, bald jüngere Kernabschnitte an einander gelangen. Die älteren Abschnitte der Kerfäden der beiden Varietäten werden einander näher verwandt sein und ihre Eigenschaften vollständiger summiren können als die jüngeren. Je nach den unberechenbaren Combinationen innerhalb der Kerntheilungsvorgänge werden somit andere Einflüsse zur Herrschaft gelangen und die Entwicklung des Cyto-Idioplasma bestimmen: daher vielleicht die grosse Variabilität. Das Verhältniss der beiden von verschiedenen Arten stammenden Kernfäden wird hingegen annähernd stets das nämliche bleiben. Die Störungen werden sich hier aber bei Entstehung der Geschlechtsproducte geltend

[1]) Stzber. d. bair. Akad. d. Wiss. math. phys. Classe 1865 Bd. II p. 401.

machen und nicht unwesentliche Verschiedenheit unter den Nachkommen veranlassen können.

Wir sehen somit, dass auch die schwierigeren Fälle der Bastardbefruchtung nicht im Widerspruch mit unserer Befruchtungstheorie zu stehen brauchen. Andererseits wird dieselbe durch die meisten Erscheinungen, welche die Bastardbefruchtung bietet, entschieden gestützt. Hierauf habe ich wiederholt schon hingewiesen. Hier seien nur noch als besonders instructiv die abgeleiteten Bastarde angeführt. Es ist Wichura[1]) gelungen, bis sechs Species von Weiden in einem Bastard zu vereinigen.[2]) Da wir nun gerade für Angiospermen mit Bestimmtheit zeigen konnten, dass für die Befruchtung vom Vater nur der Spermakern geliefert wird, so muss diese sechsfache Combination ausschliesslich ihren Sitz in den Zellkernen haben. Da bei der Befruchtung thatsächlich die Kernfäden nicht in einander fliessen, vielmehr in den aus dem Keimkern hervorgegangenen Tochterkern mit ihren Enden verschmelzen, so müssen die Eigenschaften des Bastards an die auf einander folgenden Abschnitte des Kernfadens gebunden sein. Da diese Eigenschaften sich in allen Theilen der Pflanze äussern oder äussern können, so müssen die Abschnitte der Kernfäden der ersten Zellkerne auch auf alle folgenden vertheilt worden sein, was in der That durch fortgesetzte Längsspaltung der Kernfaden-Segmente möglich ist. Hier sind es specifisch verschiedene Abschnitte, die so von einem Zellkern auf den andern übertragen werden, bei einer reinen Species die Abschnitte auf einander folgender Generationen.

Ein Aufsehen erregender Fall ist derjenige von Cytisus

---

[1]) Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden. 1865.

[2]) l. c. p. 21.

Adami Poiteau. (C. Laburno-purpureus Walpers), der ein Pfropfhybride von Cytisus purpureus und C. Laburnum sein soll. Der Handelsgärtner Adam in Vitry bei Paris, der diese Pflanze erzog, theilte Poiteau mit, er habe in der gewöhnlichen Weise ein Stück Rinde des Cytisus purpureus in den Stamm von Cytisus Laburnum eingefügt, wobei, wie es oft vorkommt, die Knospe zunächst ein Jahr lang ruhte. Dann producirte das Rindenstück viele Knospen und Schösslinge. Einer von ihnen wuchs aufrechter und stärker, zeigte grössere Blätter als die Schösslinge des Cytisus purpureus und wurde in Folge dessen weiter vermehrt. Von diesem Schössling stammen alle Exemplare des Cytisus Adami, und zwar hat sie zunächst Adam als eine Varietät von Cytisus purpureus in den Handel gebracht. [1]) Die Pflanze hält mehr oder weniger die Mitte zwischen Cytisus Laburnum und C. purpureus; es erscheinen an ihr aber nicht eben selten Zweige, welche, ohne vermittelnde Uebergänge, dem reinen Cytisus Laburnum oder C. purpureus angehören. So auffallend an sich einerseits die Bildung eines Pfropfhybriden ist, so wäre es andererseits auch nicht minder merkwürdig, an einem durch Bastardbefruchtung erzeugten Hybriden einzelne Zweige in diese reinen Stammformen zurückschlagen zu sehen. Auch lässt sich in der That schwer an den so bestimmten Angaben von Adam ein Zweifel erheben, und so wird denn auch von Naegeli Cytisus Adami als Pfropfhybrid neben Kartoffelhybriden in seinem letzten grossen Werke [2]) behandelt. Es liesse sich

---

[1]) Die ausführlichen Angaben hierüber bei Ch. Darwin, Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication II. Aufl. Bd. I p. 437. Vergl. auch Alexander Braun, Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur p. 337.

[2]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre p. 260.

nun der Hybridationsvorgang hier etwa so vorstellen, dass bei der Veredlung die Cambien beider Pflanzen unmittelbar in Contact kamen und die Bedingungen es fügten, dass die cambialen Zellwände an einer Contactfläche resorbirt wurden, das Cytoplasma der an einander stossenden Zellen sich vereinigte und die Zellkerne in ähnlicher Weise, wie es ja auch sonst in vegetativen Zellen vorkommt, sich mit einander copulirten. Die an der betreffenden Stelle gebildete Knospe erhielt Zellkerne, die der Mehrzahl nach von den copulirten, in geringer Anzahl aber auch von nicht copulirten abstammten. Die copulirten bestimmen jetzt den Charakter der ganzen Pflanzen, wo aber gelegentlich eine Knospe in nicht copulirten Zellkernen ihren Ursprung findet, zeigt sie entsprechend die reinen Charaktere von Cytisus Laburnum oder purpureus. Die copulirten Zellkerne sind nicht befähigt, normale generative Zellkerne zu liefern, wohl aber die Nachkommen der nicht copulirten Zellkerne. Es ist aber klar, dass in den Vegetationspunkten aller von dem ersten Sprössling, der in Vitry sich zeigte, abstammenden Pflanzen das Verhältniss der reinen und der auf die copulirten zurückführbaren Zellkerne annähernd das gleiche sein wird.

Bei denjenigen „Pfropfhybriden“ der Kartoffel, die durch Einsetzen keilförmiger, je ein Auge führender Stücke der einen Knolle in einen entsprechenden Ausschnitt der anderen, erhalten wurden, lässt sich eine Verschmelzung vegetativer Zellkerne nicht annehmen. Es hat nämlich Magnus [1]) constatirt, dass die betreffenden Stauden wirklich dem eingesetzten Auge und nicht etwa Knospen, aus einem an der Verwachsungsstelle gebildeten Callus, entstammten. Der Einfluss der Unterlage äussert sich nun bei

[1]) Bot. Ztg. 1875 p. 173.

solchen Kartoffeln derartig, dass die Knollen Mittelbildungen, der auf einander gepfropften, darstellen. Ob es sich einfach um Einflüsse der Ernährung handelt, könnte zunächst dahingestellt bleiben. Doch wissen wir jetzt, dass das Cyto-Idioplasma der Zellen einer Pflanze durch Fortsätze in Verbindung steht, und es ist wohl denkbar, dass sich solche Fortsätze in bestimmten Fällen auch zwischen Unterlage und Edelreis ausbilden könnten. Dann würde das Cyto-Idioplasma der Unterlage einem dynamischen Einfluss auf dasjenige des Edelreises ausüben können. — Aehnliche Einflüsse, wie die hier geschilderten, machen sich auch auf die Knollenbildung solcher Kartoffeln geltend, die als Edelreise auf Stecklinge gepfropft werden.[1]) In dieselbe Kategorie gehört die Uebertragung der Panachirung von dem Edelreis auf die Unterlage und auch noch andere ähnliche Fälle. — Je nachdem wir uns vorstellen, dass eine Verbindung durch cyto-idioplasmatische Fortsätze ausgebildet wurde, oder nicht, oder dass sogar Verschmelzungen von vegetativen Zellkernen erfolgten, können wir uns die verschiedenen, zu beobachtenden Vorkommnisse vorläufig erklären. Im zweiten Falle würde keinerlei Einfluss der Unterlage auf den Edelreis oder auch umgekehrt zu constatiren sein, im ersten Falle dieser Einfluss nur in untergeordnetem Maasse sich geltend machen, im dritten Falle müssten wirkliche Mittelbildungen zu Stande kommen. Da die Bezeichnung „Pfropfhybriden" dem geschlechtlichen Vorgang nachgebildet ist, bei welchem eine Verschmelzung von Zellkernen stattfindet, so würde dieser Name allenfalls nun auch auf diejenigen Fälle passen können, in welchen sich eine solche Verschmelzung annehmen lässt.

[1]) Von Neubert in Stuttgart, vergl. Magnus, Bot. Ztg. 1873, p. 252.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—3. Ornithogalum.

Vergr. 540.

Fig. 1—3. Reife Pollenkörner nach Behandlung mit Jodgrün-Essigsäure.

Fig. 4—9. Convallaria Polygonatum.

Vergr. 540.

Fig. 4 und 5. Junge Pollenkörner während der Theilung. Nach Behandlung mit Jodgrün-Essigsäure.

Fig. 6 und 7. Reife Pollenkörner nach Behandlung mit Jodgrün-Essigsäure.

Fig. 8 und 9. Stücke des Pollenschlauchs, den generativen Zellkern in Theilung und nach vollendeter Theilung zeigend. Nach Behandlung mit Jodgrün-Essigsäure.

Fig. 10. Clivia nobilis.

Vergr. 540.

Fig. 10. Reifes Pollenkorn nach Behandlung mit Jodgrün-Essigsäure.

Fig. 11 und 12. Tradescantia virginica.

Vergr. 540.

Fig. 11 und 12. Reife Pollenkörner, Fig. 12 bei beginnender Schlauchbildung, nach Behandlung mit Jodgrün-Essigsäure.

Fig. 13—18. Heleocharis palustris.

Vergr. 540.

Nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 13. Junge Tetrade kurz nach vollendeter Theilung.

Fig. 14. Nach vollendeter Bildung der generativen Zelle.

Fig. 15—18. Reife Pollenkörner, die Verdrängung der Schwesterzellen zeigend; theilweise Wandverdickung an Stelle der Zellplatten, welche die Schwesterzellen der Tetrade trennten. In Fig. 16 zwei kleine, generative Zellkerne an dem vegetativen.

Fig. 19—21. Paeonia.

Vergr. 540.

Nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 19. Ein reifes Pollenkorn.

Fig. 20 und 21. Pollenschlauch-Enden mit einem und mit zwei generativen Zellkernen, den vegetativen Zellkern in Auflösung zeigend.

Fig. 22 und 23. Papaver bracteatum.

Vergr. 540.

Fig. 22 und 23. Reife Pollenkörner nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 24. Hesperis matronalis.

Vergr. 540.

Fig. 24. Zerdrücktes Pollenkorn im optischen Durchschnitt, in dem hervorgedrückten Inhalt zwei generative und ein vegetativer Zellkern. Nach Behandlung mit Jodgrün-Essigsäure.

Fig. 25. Malva crispa.

Vergr. 540.

Fig. 25. Querschnitt durch ein reifes, in Alcohol gehärtetes Pollenkorn; nur der Inhalt dargestellt.

Fig. 26. Staphylea.

Vergr. 540.

Fig. 26. Pollenschlauchspitze nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 27. Archangelica officinalis.

Vergr. 540.

Fig. 27. Zerdrücktes Pollenkorn; im hervorgetretenen Inhalt die zwei kleinen generativen und der grössere vegetative Kern. Nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 28—30. Lathyrus montanus.

Vergr. 540.

Nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 28. Pollenschlauchspitze, einen generativen Zellkern zeigend; der vegetative in Auflösung.

Fig. 29 und 30. Theile der Pollenschläuche, den generativen Zellkern in Theilung zeigend.

Fig. 31. Vinca major.

Vergr. 540.

Fig. 31. Theile des Pollenschlauchs, den grösseren, vegetativen und den kleineren, generativen Zellkern zeigend.

Fig. 32—36. Nemophila maculata.

Vergr. 540.

Nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 32 und 33. Reife Pollenkörner.
Fig. 34—36. Den generativen Zellkern in Streckung begriffen, den vegetativen im Verschwinden zeigend.

Fig. 37—44. Asperifolieen.

Vergr. 540.

Fig. 37. Umriss eines Pollenkorns von Nonea lutea.
Fig. 38. Umriss eines Pollenkorns von Symphytum officinale.
Fig. 39. Umriss eines Pollenkorns von Cerinthe major.
Fig. 40. Umriss eines Pollenkorns von Cerinthe minor.
Fig. 41. Umriss eines Pollenkorns von Anchusa sempervirens.
Fig. 42. Umriss eines Pollenkorns von Myosotis palustris.
Fig. 43. Ein Pollenkorn von Myosotis alpestris.
Fig. 44. Ein schlauchbildendes Pollenkorn von Myosotis alpestris.

Fig. 45. Pulmonaria saccharata.

Vergr. 540.

Fig. 45. Der herausgedrückte vegetative Zellkern mit den beiden anhaftenden, generativen Zellen. Nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 46—49. Digitalis purpurea.

Vergr. 540.

Nach Essigsäure-Boraxcarmin-Salzsäure-Alcohol-Behandlung.

Fig. 46. Pollenschlauchspitze mit noch ungetheiltem, generativem Zellkern; neben diesem der gestreckte vegetative.
Fig. 47. Nach Schwund des vegetativen Zellkerns.
Fig. 48 und 49. Theilung der generativen Zelle.

Fig. 50—54. Larix europaea.

Alcohol-Material.

Fig. 50. Junges Pollenkorn nach dem ersten Theilungsschritt. Vergr. 540.
Fig. 51. Junges Pollenkorn während des zweiten Theilungsschrittes. Vergr. 540.
Fig. 52. Junges Pollenkorn nach Vollendung des zweiten Theilungsschrittes. Vergr. 540.
Fig. 53. Fast reifes Pollenkorn nach Vollendung des dritten Theilungsschrittes. Vergr. 540.
Fig. 54. Reifes Pollenkorn. Verg. 540.

Fig. 55. Alopecurus pratensis.

Vergr. 240.

Fig. 55. Anhängsel des Narbenschenkels mit Pollenkorn und eingedrungenem Pollenschlauch.

Fig. 56 a—e. Agrostemma Githago.

Vergr. 240.

Fig. 56 a—e. Narbenpapillen und Gewebetheile der Narbe nebst eingedrungenen Pollenschläuchen.

Fig. 57—59. Malva silvestris.

Fig. 57. Theile des Griffels mit einem an den Narbenpapillen haftenden Pollenkorn und der eingedrungenen, schlauchtreibenden Plasmamasse eines Pollenkorns im Innern. Vergr. 90.

Fig. 58 und 59. Narbentheile mit Papillen und Pollenkörnern, welche zum Theil freie und zum Theil in die Narbenpapillen eingedrungene Pollenschläuche zeigen.

Fig. 60 a und b. Orchis pyramidalis.

Vergr. 540.

Fig. 60 a und b. Der Embryosack, in b mit Theilen des innern Integuments, s Synergiden, sn Synergidenkern, k Synergidenkappe, o Ei, on Eikern, a Gegenfüsslerinnen, mn secundärer Embryosackkern.

Fig. 61—77. Orchis latifolia.

Vergr. 540.

Fig. 61. Embryosack unmittelbar vor der Befruchtung, die Synergiden gestreift. Nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 62. Ein Pollenschlauch aus künstlicher Cultur mit nur einem dichteren, generativen und einem weniger dichten, vegetativen Zellkern. Nach Jod-Behandlung.

Fig. 63 a und b. Freigelegte Pollenschläuche aus dem Fruchtknoten, mit je zwei generativen und einem vegetativen Zellkern. Der Pollenschlauch 63 a von einem Funiculus losgelöst. Nach Jod-Behandlung.

Fig. 64. Ein in die Mikropyle eben eingedrungener Pollenschlauch, dessen generativen Zellkerne sich noch ausserhalb der Mikropyle befinden. Nach Jod-Behandlung.

Fig. 65. Der Pollenschlauch dringt in die Mikropyle ein. Chromsäure-Hämatoxylin-Behandlung.

Fig. 66. Der eine, generative Zellkern innerhalb der Mikropyle. Alcohol-Hämatoxylin-Behandlung.

Fig. 67. Der generative Zellkern (Spermakern) des Pollenschlauches

noch nicht mit dem Eikern vereinigt. Chromsäure-Jodgrün-Chloralhydrat-Behandlung.

Fig. 68. Spermakern und Eikern in Contact. Chromsäure-Jodgrün-Chloralhydrat-Behandlung.

Fig. 69. Spermakern und Eikern in Contact. Jod-Behandlung.

Fig. 70. Spermakern und Eikern in Contact. Alcohol-Safranin-Behandlung.

Fig. 71. Spermakern und Eikern in Verschmelzung. Alcohol-Safranin-Behandlung.

Fig. 72 u. 73. Nach vollzogener Verschmelzung von Spermakern und Eikern; in Fig. 73 die Kernkörperchen in Contact.

Fig. 74 u. 75. Der Keimkern tritt in die Prophasen der Theilung ein. Alcohol-Safranin-Behandlung.

Fig. 76. Der Keimkern in den Anaphasen der Theilung.

Fig. 77. Zweizellige Keimanlage.

Fig. 78. Himantoglossum hircinum.

Vergr. 540.

Fig. 78. Der Spermakern und Keimkern in Copulation. Alcohol-Safranin-Behandlung.

Fig. 79—89. Monotropa Hypopitys.

Vergr. 540.

Fig. 79. Ein Pollenkorn nach Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 80. Der herausgedrückte Inhalt eines Pollenkorns, den weniger dichten vegetativen und den noch in seiner Zelle eingeschlossenen generativen Zellkern zeigend. Jodgrün-Essigsäure-Behandlung.

Fig. 81—83. Pollenschlauch-Enden, je zwei generative Zellkerne zeigend; in Fig. 81 der vegetative Zellkern im Schwinden. Nach Essigsäure-Boraxcarmin-Salzsäure-Alcohol-Behandlung.

Fig. 84. Oberer Theil des Embryosacks mit dem Eiapparat.

Fig. 85—88. Die Copulation des Spermakerns mit dem Keimkern. Fig. 85 und 86 nach Chromsäure-Hämatoxylin-Behandlung. Fig. 87 bei beginnender Einwirkung von Jodjodkalium-Lösung. Fig. 88 bei beginnender Einwirkung 2% Essigsäure.

Fig. 89. Nach vollzogener Copulation des Spermakerns mit dem Eikern. Der secundäre Embryosackkern in den Anaphasen der Theilung. Bei beginnender Einwirkung von Jodgrün-Essigsäure.

Fig. 90 und 91. Torenia asiatica.

Vergr. 540.

Fig. 90 und 91. Theile des Pollenschlauchs, einen und zwei generative Zellkerne zeigend. Nach Essigsäure - Boraxcarmin - Salzsäure-Alcohol-Behandlung.

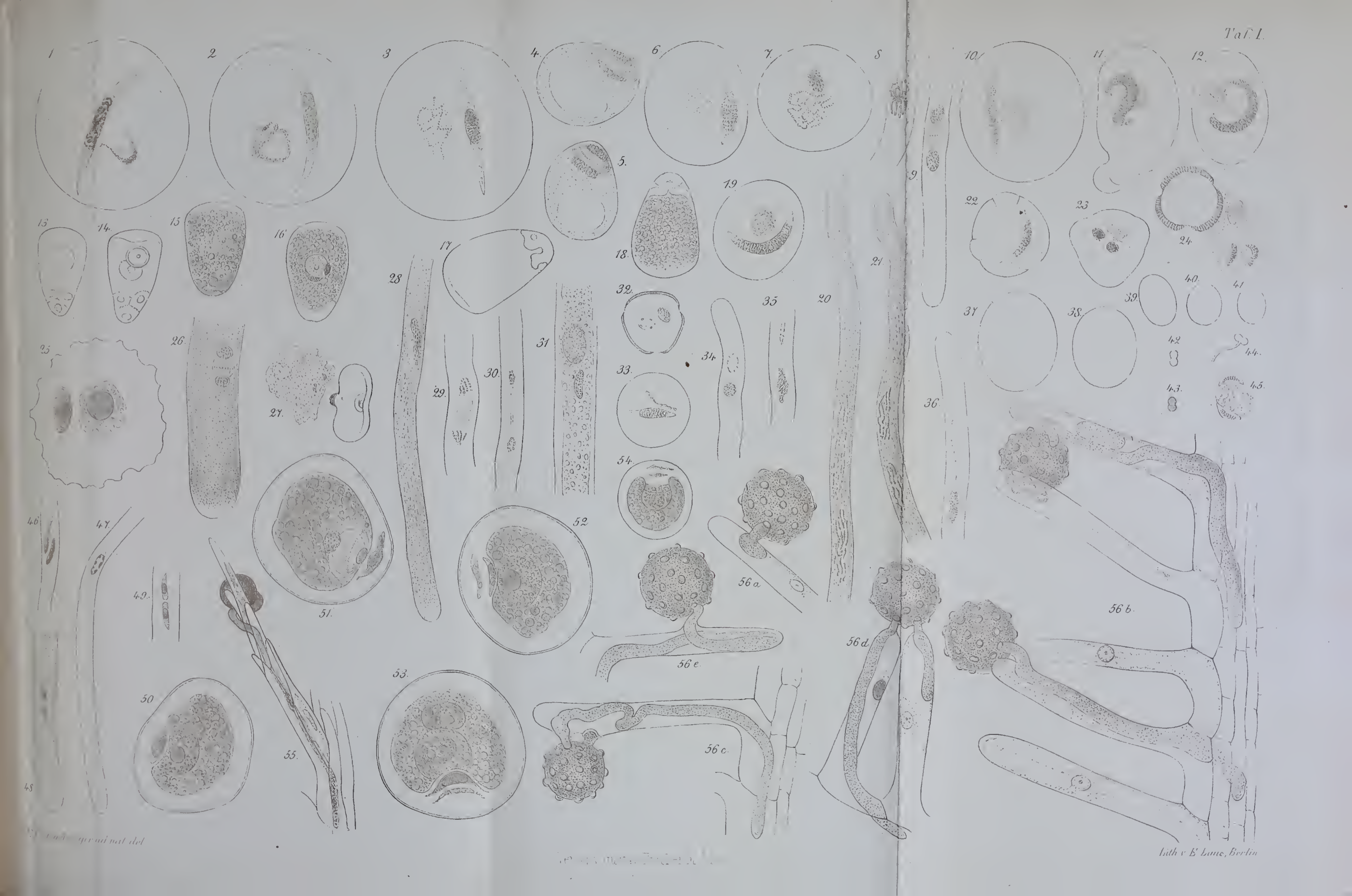
Fig. 92 und 93. Gloxinia hybrida.

Fig. 92. Oberer Theil des Embryosacks mit dem Eiapparat. Vergr. 540.

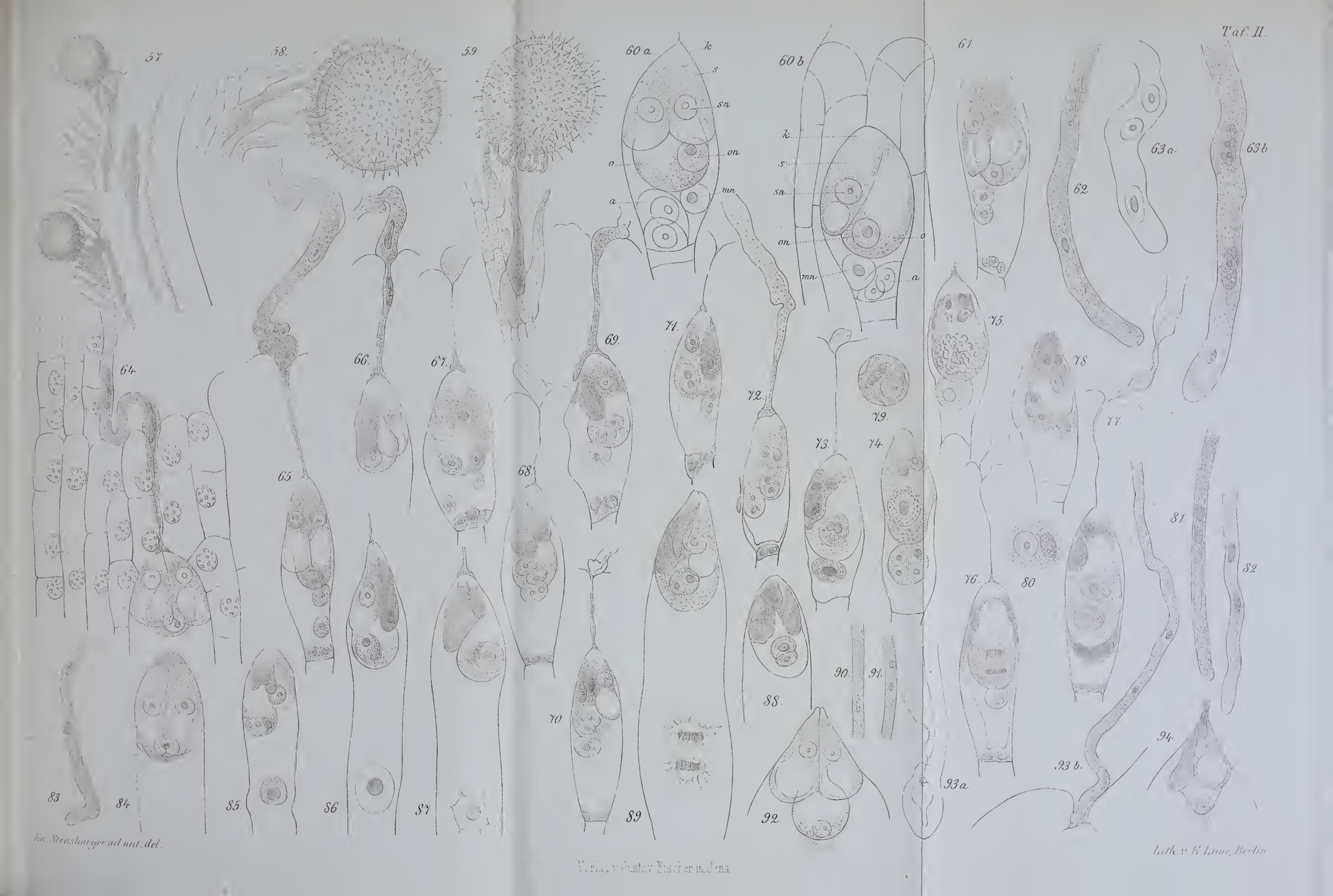
Fig. 93 a und b. Bei a die ganze Samenknospe mit eindringendem Pollenschlauch, 90 Mal vergrössert; bei b der Pollenschlauch und der Eingang zur Mikropyle derselben Samenknospe, 540 Mal vergrössert. Nach Essigsäure - Boraxcarmin - Salzsäure - Alcohol-Behandlung.

Fig. 94. Nach vollzogener Befruchtung, die Copulation von Spermakern und Eikern zeigend. Nach Alcohol-Safranin-Behandlung.

G. Pätz'sche Buchdruckerei (Otto Hauthal) in Naumburg a/S.


Taf. I.
lith v E. Laue, Berlin




Taf. II.
57
58.
59
60 a.
k
s
sn
on
o
mn
a
60 b.
61.
62
63 a.
63 b
64.
65.
66.
67.
68.
69.
70
71.
72.
73.
74.
75.
76.
77.
78
79.
80
81.
82.
83
84.
85.
86
87
88.
89
90.
91.
92.
93 a.
93 b.
94.
Ed. Strasburger ad nat. del.
Verlag v. Gustav Fischer in Jena
Lith. v. E. Laue, Berlin

